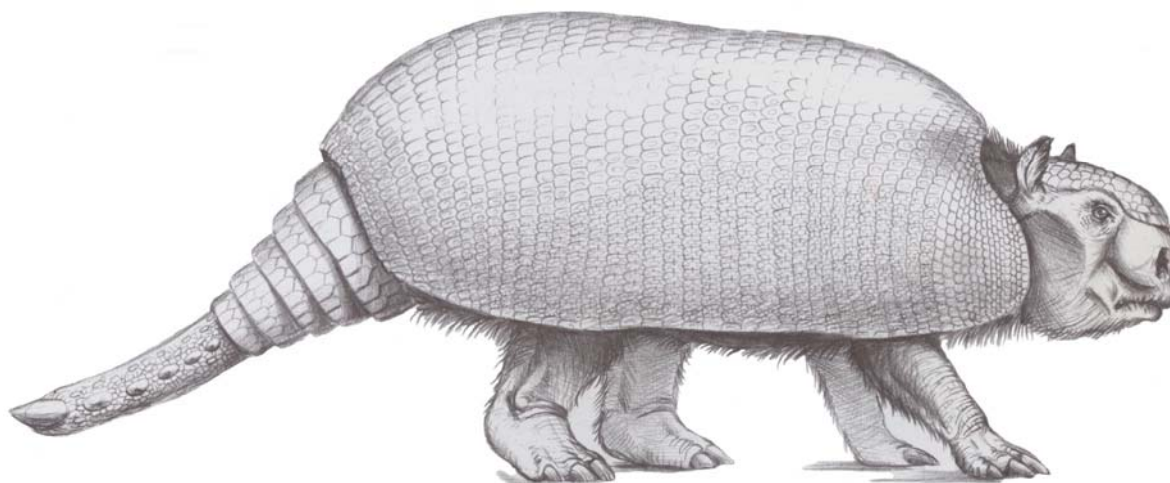


**SISTEMÁTICA Y EVOLUCIÓN DE LOS HOPLOPHORINI  
(XENARTHRA, GLYPTODONTIDAE,  
HOPLOPHORINAE. MIOCENO TARDÍO-HOLOCENO  
TEMPRANO). IMPORTANCIA BIOESTRATIGRÁFICA,  
PALEOBIOGEOGRÁFICA Y PALEOAMBIENTAL**

**TRABAJO DE TESIS DOCTORAL  
DE**

**ALFREDO E. ZURITA**



**DIRECTOR: GUSTAVO JUAN SCILLATO-YANÉ**

**CO-DIRECTOR: ALFREDO A. CARLINI**

**FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO  
(UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA)**

**2007**

## CONTENIDO

---

Resumen.....	I-III
Abstract.....	IV-VI
Agradecimientos.....	VII-X

### 1. INTRODUCCIÓN

1.1. ESTADO ACTUAL DEL ESTUDIO DE LOS GLYPTODONTIDAE DE AMÉRICA DEL SUR: FILOGENIA, SISTEMÁTICA, ANATOMÍA Y PALEOBIOGEOGRAFÍA.....	1-20
1.2. LOS HOPLOPHORINAE HOPLOPHORINI: CONTEXTO HISTÓRICO Y TRABAJOS PREVIOS.....	21-28
1.3 OBJETIVOS.....	29
1.4 HIPÓTESIS DE TRABAJO.....	30

### 2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. PROCEDENCIA GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA DE LOS MATERIALES ESTUDIADOS.....	31-41
2.2. ABREVIATURAS.....	41-43
2.3. DESARROLLO DE LA METODOLOGÍA.....	44
2.4. MEDIDAS E INDICES UTILIZADOS.....	45-54

### 3. SISTEMÁTICA

3.1. ASPECTOS NOMENCLATURALES DE LOS HOPLOPHORINAE HOPLOPHORINI.....	55-59
3.2. REVISIÓN SISTEMÁTICA, CONTEXTO ESTRATIGRÁFICO Y PALEOAMBIENTAL DE LOS HOPLOPHORINI	
3.2.1. <i>Eosclerocalyptus tapinocephalus</i> .....	60-73
4.2.2.1. Ilustración de los materiales.....	74-75
3.2.2. <i>Eosclerocalyptus proximus</i> .....	76-91
4.2.2.1. Ilustración de los materiales.....	92-95
3.2.3. <i>Eosclerocalyptus lineatus</i> .....	96-100
4.2.3.1. Ilustración de los materiales.....	101
3.2.4. <i>Neosclerocalyptus pseudornatus</i> .....	102-121
4.2.4.1. Ilustración de los materiales.....	122-125
3.2.5. <i>Neosclerocalyptus ornatus</i> .....	126-138
4.2.5.1. Ilustración de los materiales.....	139-142
3.2.6. <i>Neosclerocalyptus gouldi</i> n. sp.....	143-148
4.2.6.1. Ilustración de los materiales.....	149
3.2.7. <i>Neosclerocalyptus paskoensis</i> .....	150-166
4.2.7.1. Ilustración de los materiales.....	167-172
3.2.8. <i>Hoplophorus euphractus</i> .....	173-180
4.2.8.1. Ilustración de los materiales.....	181-182
3.3. OTROS HOPLOPHORINI.....	183-196
3.4. CUADRO DE DISTRIBUCIÓN ESTRATIGRÁFICA.....	196-197

<b>4. FILOGENIA Y EVOLUCIÓN</b>	
<b>4.1. PRINCIPALES AGRUPAMIENTOS TAXONÓMICOS PROPUESTOS PREVIAMENTE PARA LOS HOPLOPHORINI.....</b>	<b>198-199</b>
<b>4.2. DESCRIPCIÓN, CODIFICACIÓN E ILUSTRACIÓN DE LOS CARACTERES UTILIZADOS.....</b>	<b>200-245</b>
<b>4.3. DESCRIPCIÓN DEL ANÁLISIS.....</b>	<b>246-247</b>
<b>4.4. RESULTADOS OBTENIDOS Y DISCUSIÓN.....</b>	<b>248-257</b>
<b>5. BIOGEOGRAFÍA DE LOS HOPLOPHORINI</b>	
<b>5.1. DISCUSIÓN.....</b>	<b>258-270</b>
<b>5.2. MAPAS.....</b>	<b>271-277</b>
<b>6. DISCUSIÓN DE LOS RESULTADOS.....</b>	<b>278-287</b>
<b>7. CONCLUSIONES.....</b>	<b>288-292</b>
<b>8. BIBLIOGRAFÍA.....</b>	<b>293-341</b>
<b>9. TABLAS DE MEDIDAS.....</b>	<b>342-358</b>
<b>10. MEDIDAS UTILIZADAS EN LA CONSTRUCCIÓN DE LOS INDICES.....</b>	<b>359-363</b>

**RESUMEN.** Se lleva a cabo un estudio sistemático de los Glyptodontidae Hoplophorinae Hoplophorini (=Sclerocalyptini) y se evalúa su importancia como indicadores paleoambientales, paleobiogeográficos y bioestratigráficos. De este modo, se ha elaborado un moderno esquema nomenclatural, sistemático, paleobiogeográfico y bioestratigráfico de las diferentes especies reconocidas como válidas. Desde una perspectiva nomenclatural, este estudio ha conducido, siguiendo las disposiciones del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica vigente, al reemplazo de los nombres de la subfamilia Sclerocalyptinae, de la tribu Sclerocalyptini y del género *Sclerocalyptus* por Hoplophorinae, Hoplophorini y *Neosclerocalyptus*, respectivamente. De igual modo, el uso prolongado de Glyptodontidae por sobre Hoplophoridae justifica su mantenimiento en carácter de *nomen protectum*. Previamente a esta contribución, era posible reconocer en la bibliografía ocho géneros y 26 especies de Glyptodontidae Hoplophorini. *Eonaucum colloncuranum* (Colloncurense; ca. 15.8-15.6 Ma) es una especie válida, pero la evidencia disponible hasta el momento es insuficiente tanto para incluirla como para excluirla de los Hoplophorini. Alternativamente, podría corresponder a un avanzado Glyptodontidae Proapalaehoplophorinae. En este contexto, las especies de Hoplophorini que se reconocen aquí como válidas son las que se detallan a continuación. El primer registro cierto corresponde a *Eosclerocalyptus tapinocephalus* (=Hoplophractus tapinocephalus), restringida al Huayqueriense (Mioceno tardío; ca. 8.7-6.8 Ma) del sector central de la provincia de Buenos Aires, en tanto que *Eosclerocalyptus proximus* (=Sclerocalyptus planus = *Eosclerocalyptus liloi* = *Neuryurus proximus* = *Urotherium proximum* = *Eosclerocalyptus planus* = *Hoplophractus proximus* = *Eosclerophorus paulacoutoi*) se encuentra limitada al “Araucanense” (Mioceno tardío-Plioceno temprano) del noroeste argentino (Tucumán, Santiago del Estero y Catamarca). *Eosclerocalyptus lineatus* (=Hoplophorus lineatus) constituye el registro más tardío del género, limitado al Montehermosense (Mioceno tardío-Plioceno; ca. 6.8-3.9 Ma). *Neosclerocalyptus* (=Sclerocalyptus) es un género cuyos registros más tempranos corresponden a *N. pseudornatus*, del Ensenadense temprano-medio (Pleistoceno temprano-Pleistoceno medio; ca. 1.7-0.98 Ma) de las “Toscas del Río de La Plata” y Mar del Plata (Buenos Aires). *N. ornatus* es una especie limitada al Ensenadense medio-tardío (0.98-0.50 Ma), hasta el momento con registros en el territorio de las actuales provincias de Buenos Aires y Santa Fe. En el Bonaerense (Pleistoceno medio-tardío; 0.5-0.13 Ma) es posible reconocer la especie *N. gouldi* n. sp., hasta hoy limitada a la provincia de Buenos Aires. En el Lujanense (Pleistoceno tardío-Holoceno temprano; 0.13-0.008 Ma) está presente *N. paskoensis*, de amplia extensión latitudinal en la Argentina. Fuera del actual territorio de la Argentina, *Hoplophorus euphractus* es hasta el momento un taxón cuyos registros ciertos corresponden al Estado de Minas Gerais, Brasil, en tanto que posteriores hallazgos podrán confirmar la validez de *Hoplophorus echazui*, del Pleistoceno de Tarija, Bolivia. Anatómicamente, los Glyptodontidae Hoplophorini son Glyptodontidae post-santacrucenses que conservan caracteres primitivos en los osteodermos, dentición y esqueleto apendicular: a) la



ornamentación de la coraza dorsal conserva el primitivo patrón en roseta, muy similar al de los Propalaeohoplophorinae, consistente en una figura central rodeada por una serie de figuritas periféricas más pequeñas. Tanto en Hoplophorinae Hoplophorini como en los Propalaeohoplophorinae los surcos que separan la figura central de las periféricas (surco principal) y éstas entre sí, están apenas delineados, son muy estrechos y con los bordes de sección transversal parabólica. A esto debe sumarse que la superficie expuesta de los osteodermos es prácticamente lisa. Esto contrasta totalmente con lo observado en los Glyptodontinae, en los cuales los surcos mencionados son más anchos y profundos, y con una sección transversal no parabólica, sino con los lados paralelos entre sí y los ángulos casi rectos con respecto a la base del surco. Además, la superficie expuesta de las placas es rugosa, con numerosos accidentes y puntuaciones; b) los primeros molariformes inferiores y superiores se caracterizan por su notable simplicidad, ya que incluso en las taxones más derivados el primero y el segundo conservan una sección subcircular y de morfología conservadora, afin a la de los Propalaeohoplophorinae; c) húmero de morfología similar al de *Propalaeohoplophorus*, con la diáfisis de conformación prismática-triangular y gran desarrollo de la impresión deltoidea, particularmente a nivel de su borde posterior que es muy convexo; d) retención del foramen entepicondiliano en la epífisis distal; e) fémur con el trocánter mayor ubicado en un plano superior a la cabeza femoral; f) anillos caudales con el mismo patrón de ornamentación que en los Propalaeohoplophorinae. Los resultados obtenidos en el análisis cladístico sugieren que los Hoplophorini pueden ser considerados como un grupo monofilético, cuyas principales sinapomorfias se encuentran en: a) borde postero-inferior del arco cigomático con tubérculo; b) contorno del borde labial del tercer lóbulo de los molariformes trilobulados simplemente convexo, sin escotadura; c) placas de la región más antero-lateral de la coraza dorsal penta o hexagonales, casi sin vestigios de figuritas periféricas; d) placas de la región caudal de la coraza dorsal con la figura central plana o apenas cóncava; e) tubo caudal con su mitad distal con mayor diámetro transversal que dorso-ventral; f) tubo caudal y coraza dorsal con ornamentación similar, compuesta por una figura central rodeada de una hilera de figuritas periféricas. A su vez, la monofilia del género *Eosclerocalyptus* (*E. proximus* + *E. tapinocephalus*) está sustentada por la particular morfología de las figuras centrales del primer anillo caudal, en tanto que el género *Neosclerocalyptus* presenta numerosas sinapomorfias, particularmente vinculadas a la región anterior del cráneo. La ubicación de *H. euphractus* dentro del cladograma (así como una evaluación general de sus caracteres anatómicos) sugiere que este taxón, que presenta un alto número de autapomorfias, habría tenido una historia evolutiva muy peculiar, que puede remontarse probablemente hasta el Mioceno tardío. La coordinación de los resultados obtenidos con la información bioestratigráfica, paleozoogeográfica y paleoambiental disponible en la actualidad, se presenta con resultados coherentes. A diferencia de lo que ha sucedido con los Glyptodontinae, la historia biogeográfica de los Hoplophorinae Hoplophorini está restringida al extremo sur de América del Sur, abarcando

los actuales territorios de Argentina, Uruguay, Bolivia, Paraguay y Brasil (aproximadamente desde los 38°S hasta los 20°S y longitudinalmente desde los 43°O hasta los 66°O). En este sentido, las especies de Hoplophorinae Hoplophorini han demostrado poseer buen valor bioestratigráfico, en tanto tienen biocrones acotados y claramente identificados. También resultan de importancia en la identificación de áreas paleobiogeográficas y como indicadores paleoecológicos. *Eosclerocalyptus tapinocephalus* y *Eosclerocalyptu lineatus* tienen su biocrón limitado al Huayqueriense (Mioceno tardío) y Motehermosense (Mioceno tardío-Plioceno temprano), respectivamente. El comienzo del Huayqueriense estuvo caracterizado básicamente por la acentuación de las tendencias climático-ambientales y faunísticas aparecidas en los comienzos del subciclo Protoaraucariano, conducente al establecimiento de condiciones más áridas y frías que las precedentes. *Eosclerocalyptus proximus* es un taxón restringido, hasta el momento, al “Araucanense” (Mioceno tardío-Plioceno temprano) y endémico del noroeste argentino. En este contexto, algunos autores han postulado que durante el Mioceno tardío-Plioceno, el noroeste argentino podría haber poseído un clima algo más benigno que el actual, con condiciones climáticas semejantes a las presentes hoy en el Dominio Chaqueño. Los registros de Glyptodontidae Hoplophorini resultan muy escasos en el Chapadmalalense y Marplatense (ca. 3.9-1.8 Ma), y sólo están representados por placas aisladas de la coraza dorsal. Los Hoplophorini pleistocenos del actual territorio de la Argentina, representados por el género *Neosclerocalyptus*, han demostrado ser taxones claramente adaptados a los ambientes áridos o semiáridos y fríos que se desarrollaron durante la mayor parte del Pleistoceno, y resultan escasos en aquellas áreas que presentaron (al menos durante parte del Pleistoceno) caracteres climático-ambientales más húmedos y cálidos (e.g. Mesopotamia de Argentina, sector occidental de Uruguay y sur de Brasil). Las especies del género se caracterizan por un progresivo aumento en la neummatización de los senos fronto-nasales, rasgo que se vuelve aún más notable en las formas terminales del Bonaerense y Lujanense. Este carácter puede ser interpretado como una respuesta a los recurrentes climas fríos y áridos del Pleistoceno, y (en este grado) es único entre los Glyptodontidae. Fuera del actual territorio de la Argentina, *Hoplophorus euphractus* parece ser un taxón adaptado a ambientes más cálidos, húmedos y estables que las especies sincrónicas de Argentina, como se ha inferido para el Pleistoceno del Estado de Minas Gerais, Brasil; además, presenta varias autapomorfías y probablemente la retención de ciertas plesiomorfías. En este contexto, no sería descartable que este taxón represente una radiación temprana de los Hoplophorinae Hoplophorini que se mantuvo en latitudes más bajas.

**ABSTRACT.** In this contribution we make a systematic research of the Glyptodontidae Hoplophorinae Hoplophorini (=Sclerocalyptini), and its importance as palaeoenvironmental, palaeobiogeographic and biostratigraphic indicators is evaluated. Consequently, an actual nomenclatural, systematic, palaeobiogeographic and biostratigraphic scheme of the species that we consider as valid one is presented. From a nomenclatural point of view (and following the rules of the actual Code of Zoological Nomenclature) this research shows that the taxonomic names Sclerocalyptinae, Sclerocalyptini and *Sclerocalyptus* Ameghino, must be replaced by Hoplophorinae, Hoplophorini and *Neosclerocalyptus* Paula Couto, respectively. In this way, the term Glyptodontidae is retained (over Hoplophoridae) as a *nomen protectum*. Before this contribution it was possible to recognize (published contributions) 8 genus and 26 species of Glyptodontidae Hoplophorini, most of them described and characterized with a typological taxonomic criteria. *Eonaucum colloncuranum* (Colloncuranian; ca 15.8-15.6 Ma) is a valid species, but with the actual evidence is not possible to assure its inclusion or exclusion in the Hoplophorini tribe, while it could be an advanced Glyptodontidae Propalaehoplophorinae. In this sense, the species of Hoplophorini that we consider as valid ones are: the first certain record belong to *Eosclerocalyptus tapinocephalus* (= *Hoplophractus tapinocephalus*), limited to the Huayquerian Stage (late Miocene; ca. 8.7-6.8 Ma) of the central area of the Buenos Aires province, while *Eosclerocalyptus proximus* (= "*Sclerocalyptus*" *planus* = *Eosclerocalyptus lilloi* = *Neuryurus proximus* = *Urotherium proximun* = *Hoplophractus proximus*) is limited to the "Araucanian" (late Miocene-early Pliocene) of NW of Argentina (Tucumán, Santiago del Estero and Catamarca provinces). The last record of the genus *Eosclerocalyptus* is represented by *Eosclerocalyptus lineatus* (= *Hoplophorus lineatus*), which comes from the Montehermosan Stage (late Miocene-early Pliocene; ca. 6.8-3.9 Ma) of Farola Monte Hermoso (Buenos Aires Province, Argentina). *Neosclerocalyptus* is another genus of Hoplophorini, which first record belong to *Neosclerocalyptus pseudornatus*, restricted to the early-middle Ensenadan Stage (early Pleistocene-middle Pleistocene; ca. 1.7-0.98 Ma) from the localities of "Toscas" del Río de La Plata and Mar del Plata (Buenos Aires province). *Neosclerocalyptus ornatus* comes from the middle-late Pleistocene (0.98-0.50 Ma), and up to now it was exhumed of the actual territories of Buenos Aires and Santa Fe provinces, while in the Bonaerian Stage (middle-late Pleistocene; ca. 0.50-0.130 Ma) it is possible to recognize the species *Neosclerocalyptus gouldi* n. sp., limited to Buenos Aires province. In the Lujanian Stage (late Pleistocene-early Holocene; ca. 0.13-0.008 Ma) there is only an unique taxa, *Neosclerocalyptus paskoensis*, with a widely latitudinal distribution in Argentina. Outside Argentina, *Hoplophorus euphractus* is up to now a taxa restricted to the area of Mina Gerais (Brasil), while another species (*Hoplophractus echazui*; Pleistocene of Tarija, Bolivia) is not well characterized. From an anatomic point of view the Glyptodontidae Hoplophorini are post-santacrucian glyptodont which retains primitive characters, basically in: a) the ornamentation pattern of the dorsal carapace retains the primitive

morphology of the Propalaeohoplophorinae, consisting on a central figure surrounded by a single row of peripheral figures. Both, in the Hoplophorinae Hoplophorini and in the Propalaeohoplophorinae the sulci that separate the central figure from the peripheral ones and these ones between themselves are narrow, scarcely marked and with a parabolic transversal section. In addition, the dorsal surface of the osteoderms is almost smooth. This morphology is completely different from that observed in the Glyptodontinae, in which the sulci surrounding adjacent figures are wider, with a near vertical walls and plane bottom. In this sense, the dorsal surface of the osteoderms is rugose, with numerous accidents and punctuations; b) the first lower and upper molariforms are very simple because, even in the most derived taxa, the two first (of subcircular section) retain a conservative morphology, as in the Propalaeohoplophorinae; c) humerus with a similar morphology to the *Propalaeohoplophorus*, with a prismatic-triangular diaphysis, and a great development of the deltoid tuberosity, specially in its posterior border which is very convex; d) at the level of the distal epiphysis it exists an entepicondylean opening; e) femur with the great tronchanter placed more proximally to the femoral head; f) caudal rings showing the same ornamentation pattern than the Propalaeohoplophorinae. The cladistic analysis suggest that the Glyptodontidae Hoplophorini can be considered a monophyletic group, supported by the following sinapomorphies: a) postero-inferior border of the zygomatic arch with a tubercle; b) labial edge of the third lobe of trilobated molariforms simply convex; c) antero-lateral region of the dorsal carapace composed by penta or hexagonal osteoderms, almost without ornamentation; d) osteoderms of the caudal area of the dorsal carapace with central plane figure or softly concave; e) distal half of the caudal tube with greater transverse diameter than dorso-ventral one; f) caudal tube and dorsal carapace with similar ornamentation, composed by a central figure surrounding by a single row of small peripheral figures. In this sense, the monophyly of the genus *Eosclerocalyptus* (*E. proximus* + *E. tapinocephalus*) is supported by the particular morphology of the central figures of the first caudal ring, while the genus *Neosclerocalyptus* shows numerous sinapomorphies, mainly located in the anterior part of the skull. The coordination of the obtained results in this study with the biostratigraphic, palaeoenvironmental and palaeozoogeographic available information is presented with coherent results. The biogeographic history of the Glyptodontidae Hoplophorini is restricted to the southern part of South America, including the actual territory of Argentina, Uruguay, Bolivia, Paraguay and Brazil (approximately 38° S- 20° S and 43° W- 66° W). In this sense, the recognized species of this tribe have biostratigraphic importance, while its biochrons are clearly delimited. In addition, these taxa are significative elements to identify paleobiogeographic areas and as palaeologic indicators. *Eosclerocalyptus tapinocephalus* and *E. lineatus* have their biochrons limited to the Huyaquerian (late Miocene) and Montehermosan Stages (late Miocene-early Pliocene), respectively. The beginning of the Huayquerian Stage was characterized basically by the stress of the climatic tendency developed at the start of the

Protoaraucanian Subcycle, which produced the establishment of colder and more arid climatic conditions than in previous time. *Eosclerocalyptus proximus* is a taxa which comes from the “Araucanian” (late Miocene-early Pliocene) and until now seem to be endemic of the NW region of Argentina. In this biogeographic context, some evidence shows that the climatic condition of this area could have been similar to that present in the Dominio Chaqueño. The records of Glyptodontidae Hoplophorini results very scarce in the Chapadmalalan and Marplatán Stages (ca. 3.9-1.8 Ma), and their are represented only by remains of the dorsal carapace. The Pleistocene Hoplophorini of the actual territory of Argentina are represented by a single genus, *Neosclerocalyptus*, which seems to had been well adapted to the arid or semiarid and cold environments of the Pleistocene. Consequently, records are very scarce in those areas in which relatively more humid and warm climates than those inferred for the Pampean region and central northern Argentina (e.g. Mesopotamian region of Argentina, western Uruguay and southern Brazil) prevailed. From an anatomic standpoint, the species of the genus are characterized by a progressive increase of the fronto-nasal sinuses which are very evident and noticeable in the terminal taxa of the Bonaerian and Lujanian Stages. This particular character can be interpreted as a response to the predominant arid and cold climatic conditions of the Pleistocene. Outside Argentina, *Hoplophorus euphractus*, seems to be a taxa adapted to warmer and humid environments developed in the Pleistocene of Minas Gerais State area (Brazil); in addition, it is remarkable in this taxa the presence of some autapomorphies and the probable retention of some plesiomorphic characteristics. Therefore, these terminal taxa could represent an early radiation of the Glyptodontidae Hoplophorini, restricted to lower latitudes.

## AGRADECIMIENTOS

La realización de esta tesis doctoral fue posible gracias a la colaboración de numerosas personas, cuya ayuda ha sido, en muchas ocasiones, imprescindible para la prosecución de las actividades inherentes al desarrollo de las actividades previstas en el plan de trabajo.

En primer lugar, debo agradecer enormemente la ayuda brindada a Gustavo J. Scillato-Yané y Alfredo A. Carlini, director y codirector, respectivamente. Sus observaciones y constante estímulo han sido (y continúan siendo) de capital importancia en la producción científica del que suscribe. Esta tesis es una respuesta a dichos estímulos. De igual modo, tengo que agradecer profundamente a la Dra. Alicia Lutz (UNNE), pues fue ella quien desinteresadamente me abrió las puertas a los estudios paleontológicos en momentos en los que yo era aún un estudiante de la carrera de Licenciatura en Zoología de la Universidad Nacional del Nordeste.

Hago una mención especial a mi familia: a mis padres (Alfredo Gustavo Zurita y Nilda J. Corral de Zurita) por haber despertado en mi la curiosidad y el interés para indagar en el mundo que nos rodea y el aprecio por el conocimiento. A mis hermanos (Gustavo Andrés Zurita y María Alejandra Zurita) por su constante apoyo, dado que ellos también hacen o hicieron investigación en nuestro país y conocen los pormenores de esta tarea. A Claudia Lovera por su apoyo incondicional, particularmente en los momentos de mayor dificultad.

Debo hacer extensivo este agradecimiento al Dr. Eduardo P. Tonni por sus constantes observaciones, fundamentalmente aquéllas relacionadas con aspectos estratigráficos y paleobiogeográficos. La inclusión de estos datos ha mejorado notablemente la calidad de este trabajo. Los Dres. Marcelo Reguero y Susana Bargo, responsables de las colecciones de Paleontología, me facilitaron siempre el acceso y la consulta de los materiales, base de esta tesis doctoral; a ellos, mi agradecimiento. La revisión de los materiales alojados en las colecciones paleontológicas del Museo de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” fue posible gracias a la colaboración del Dr. Alejandro Kramarz, que facilitó en todo lo que estaba a su alcance mi tarea, al igual que el Técnico Fernando Chávez.

Debo hacer una especial mención al Dr. Alvaro Mones (Museos Nacionales de Historia Natural y Antropología, Montevideo, Uruguay) y al Dr. Luis Acosta (UNC), cuyo asesoramiento fue de invaluable ayuda en la resolución de los numerosos y

complejos problemas nomenclaturales que presentaban los Glyptodontidae Hoplophorini.

La realización de esta tesis también ha implicado la visita a numerosos Museos e Instituciones fuera del ámbito del Museo de La Plata y del Museo de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”. Realmente, nunca ha dejado de sorprenderme gratamente la total disponibilidad y amabilidad de aquellas personas que dirigen los destinos de estas Instituciones. Dentro del ámbito de la provincia de Buenos Aires, quiero agradecer a José Luis Aguilar (director del Museo Paleontológico de San Pedro) y a Angel Verdún, por permitirme el estudio no sólo de los Hoplophorini, sino de los excelentes ejemplares de Glyptodontidae allí depositados. Su constante esfuerzo y perseverancia en la construcción del Museo y en las tareas de rescate y restauración de las piezas fósiles es un claro ejemplo de todo lo que se puede lograr cuando se siente pasión por la actividad realizada. Igualmente, no puedo dejar de mencionar la valiosa ayuda que me prestaron el Dr. José Luis Prado, Decano de la Facultad de Ciencias Sociales (UNC), al igual que Alejandro Dondas, del Museo Municipal de Ciencias Naturales del Mar del Plata “Lorenzo Scaglia”. También dejo mi reconocimiento al Sr. Jorge Petrocelli, director del Museo de Ciencias Naturales “Carlos Ameghino” (Mercedes), al Sr. Gesué Pedro Noceda y a la señorita Betty Baglino, del Museo de Ciencias Naturales de Lobería, quienes me recibieron amablemente en más de una ocasión. A su vez, la Dra. Silvia Aramayo (UNS) tuvo la amabilidad de enviarme fotos de Hoplophorini en reiteradas ocasiones, así como de atenderme con suma amabilidad en oportunidad de mi visita a las colecciones paleontológicas de la Universidad Nacional del Sur. Esto se hace extensivo a la Dra. Teresa Manera de Bianco, directora del Museo de Ciencias Naturales “Carlos Darwin” de la localidad de Punta Alta, Buenos Aires.

En la Facultad de Ciencias Naturales e Instituto “Miguel Lillo” (UNT) fui siempre recibido y atentamente atendido por el Dr. Jaime Powell y las Dras. Graciela Esteban y Norma Nasif, con quienes mantuve en ciertas ocasiones interesantes charlas sobre diversos aspectos paleontológicos. Sus sugerencias y opiniones ayudaron ciertamente a mejorar la calidad científica de esta contribución.

De igual modo, este agradecimiento es también válido para la familia Bienedell y colaboradores, quienes con su esfuerzo diario y desinteresado hacen posible la existencia y funcionamiento del Archivo Gráfico y Museo Histórico de San Francisco y la Región, en la provincia de Córdoba. También estoy en deuda con el personal del Museo Histórico Municipal de Arroyito (Córdoba) y con el personal del Museo

Provincial de Ciencias Naturales “Bartolomé Mitre” (Ciudad de Córdoba). Al Sr. Javier Ochoa, del Museo del Museo Regional Florentino Ameghino de la localidad de Río III, y al Dr. Adán Tauber (Museo de Paleontología de la Universidad Nacional de Córdoba).

Además, debo dispensar un especial reconocimiento a la Dras. Silvia Cornero y Fátima Solomita Banfi, del Museo Universitario “Florentino y Carlos Ameghino”, Universidad Nacional de Rosario (ex Instituto de Fisiografía y Geología). La revisión y estudio de los materiales allí depositados no hubiese sido posible sin su imprescindible ayuda, que muchas veces estaba presente incluso fuera de los horarios normales de atención.

En la localidad de las Termas de Río Hondo (Santiago del Estero) tuve la suerte de conocer al Sr. Sebastián Sabater, director del Museo Paleoantropológico “Rincón de Atacama”. Todavía recuerdo nuestras interesantes charlas paleontológicas y arqueológicas en la calurosa tarde de las Termas de Río Hondo, en pleno mes de diciembre.

Uno de los primeros Museos que visité fue el Museo Provincial de Ciencias Naturales de Paraná (Entre Ríos). Allí tuve la oportunidad de contar con la inestimable colaboración del Sr. Julio Peña, quien facilitó en todo lo que estuvo a su alcance mi trabajo en dicha Institución.

Este Plan de Tesis también implicó la consulta de las colecciones paleontológicas de la Universidad Federal de Minas Gerais y de la Pontificia Universidad Católica de Minas Gerais (Belo Horizonte), Brasil, que fue posible gracias a la colaboración del Dr. Castor Cartelle, con quien tuve además la oportunidad de mantener fructíferas conversaciones.

Las charlas con el Dr. Oscar Gallego (CECOAL-CONICET), aunque especializado en conchóstracos triásicos, siempre fueron de sumo provecho. De igual modo, el constante intercambio de opiniones e informaciones con los licenciados Angel Miño-Boilini, Oscar Canteros, Esteban Soibelzon, Germán Gasparini, Diego Brandoni, Alejo Scarano, Cecilia Krmpotik y Francisco Prevosti fueron de gran ayuda en la cristalización de esta tesis. De manera particular, va mi sincero reconocimiento a mis amigos Esteban Soibelzon y Germán Gasparini. Este agradecimiento se hace extensivo a la Lic. Verónica Espínola y al Lic. Santiago Todaro por la confección y corrección de las láminas presentadas.

Por último, este agradecimiento va también dirigido a los Sres. integrantes del jurado de este trabajo de Tesis Doctoral, Dr. E. P. Tonni, Dra. M. S. Bargo (Facultad de



Ciencias Naturales y Museo) y Dr. D. Perea (Facultad de Ciencias, Montevideo), por las sugerencias efectuadas, las cuales ayudaron a la mejora sustancial de esta contribución.

*“.....los científicos deberían resistirse a las tentaciones del cientificismo. Deberían recordar siempre, como creo que lo hizo Darwin, que la ciencia es tentativa y falible. La ciencia no resuelve todos los enigmas del universo, ni promete resolverlos algún día. Sin embargo, a veces puede arrojar alguna luz inesperada incluso sobre nuestros enigmas más profundos y probablemente irresolubles.”*

K. R. Popper, *“La selección natural y el surgimiento de la mente”*.

## **1. INTRODUCCIÓN**

### **1.1. ESTADO ACTUAL DEL ESTUDIO DE LOS GLYPTODONTIDAE DE AMÉRICA DEL SUR: FILOGENIA, SISTEMÁTICA, ANATOMÍA Y PALEOBIOGEOGRAFÍA**

#### **Origen y anatomía de los Glyptodontidae**

Entre la particular paleofauna que habitó América del Sur durante gran parte del Cenozoico, uno de los grupos más conspicuos es el de la familia Glyptodontidae Gray, 1869, en el que diversos autores reconocieron a lo largo de su cladogénesis (Eoceno más tardío-Holoceno temprano) más de 65 géneros (ver McKenna y Bell, 1997). Si bien su origen filogenético resulta aún desconocido y discutido, es posible hallar en la literatura especializada numerosas hipótesis al respecto. En primera instancia, las notables diferencias morfológicas entre “armadillos” y gliptodontes (e.g. la presencia de una coraza dorsal separada en escudos y bandas móviles en los primeros contra la presencia de una coraza dorsal única en los segundos) ha permitido establecer, con un criterio tipológico, una dicotomía primaria entre los Cingulata: Dasypodoidea y Glyptodontoidea (Hoffstetter, 1958).

En un intento por buscar, dentro de un marco clasificatorio y con un enfoque sistemático tradicionales, una clasificación que refleje mejor la filogenia que las hasta entonces usuales, Patterson y Pascual (1968) removieron los Pampatheriidae de los “armadillos”, ubicándolos como grupo hermano de los Glyptodontidae, bajo la implícita

idea de que la presencia de bandas transversales móviles constituía un carácter primitivo dentro de los Cingulata. Posteriormente, Engelmann (1985) propuso en su análisis filogenético una dicotomía primaria dentro de los Cingulata. Incluyó los Glyptodontidae junto con los Pampatheriidae y los armadillos Eutatini en un clado nominado “Glyptodonta”, cuyo grupo hermano son los “Dasypoda”, compuesto por el resto de los armadillos. La principal sinapomorfía que reúne a los “Glyptodonta” es, de acuerdo a Engelmann (1985: 55), “*The presence of a central island of compact dentine that is more resistant than the surrounding dentine that comprise most of the tooth*”. A su vez, dentro de los “Glyptodonta”, Engelmann (*op. cit.*) reconoció los Glyptodontidae y los Eutatini (con los géneros *Proeutatus* y *Eutatus*) como el grupo hermano de los Pampatheriidae, agrupándolos bajo el término de “Glyptodontoidea”. Las principales sinapomorfias que soportan dicho clado son: **a)** la inclinación anterior de la rama ascendente de la mandíbula; **b)** la elevación del eje del basicráneo con respecto al paladar; **c)** la presencia de un promontorio estrecho y triangular a nivel del hueso petroso; y **d)** la existencia de una capa externa de dentina más resistente que la que comprende la mayor parte del diente. Por último, en los Glyptodontidae es posible hallar, entre otras, las siguientes sinapomorfias: **a)** una coraza globular continua, y **b)** la presencia de dientes molariformes trilobulados.

Recientes análisis cladísticos (e.g. Gaudin y Wible, 2006) han puesto en duda estos esquemas filogenéticos tradicionales, al tiempo que sugieren que la interpretación de la evolución de los Cingulata en general y de los “Glyptodonta” en particular podría ser mucho más compleja, con numerosos casos de homoplasias que estarían oscureciendo las verdaderas relaciones filogenéticas. (Vizcaíno *et al.*, 2004). Así, por ejemplo, un análisis filogenético efectuado por Gaudin y Wible (2006) no reconoce los Eutatini como un grupo natural, e incluye *Proeutatus* como el grupo hermano del clado compuesto por *Vasallia* y *Propalaehoplophorus*. A su vez, Carlini y Scillato-Yané (1993) colocan los Dasypodidae Peltephilinae como grupo hermano de los Glyptodontidae.

De todos modos, la evidencia fósil sugiere que los Pampatheriidae, Glyptodontidae y Dasypodidae han tenido historias evolutivas independientes desde, por lo menos, el Eoceno medio (Scillato-Yané, 1986; Flynn y Swisher, 1995).

Restringiéndose a los Glyptodontidae, los estudios filogenéticos efectuados hasta el momento tienen un carácter aún muy preliminar. Así, uno de los primeros ensayos fue realizado por Fariña (1993), cuyo estudio propuso a los Propalaehoplophorinae

como uno de los grupos más basales dentro de los Glyptodontidae, aunque no tuvo en cuenta a los Glyptatelinae. Otro de sus resultados indicó que los Hoplophorinae constituían un grupo no natural; en este contexto, la tribu Hoplophorini aparece como el grupo hermano del clado conformado por los Doedicurinae+Panochthini+Glyptodontinae. Otro análisis preliminar efectuado por Fernicola *et al.* (2002) tampoco sustenta la monofilia de los Hoplophorinae mientras que también propone a los Propalaehoplophorinae como un grupo basal.

En este marco, la familia Glyptodontidae parece ser lo suficientemente homogénea ecológica y anatómicamente como para ser considerada un grupo natural. La monofilia de este clado puede estar soportadas por las siguientes sinapomorfias: **1)** la presencia de una coraza dorsal no dividida, aunque en las formas más basales (Propalaehoplophorinae) y otras derivadas (e.g. *Panochthus*) pueden aparecer lateralmente bandas móviles parciales (Scott, 1903-1904); **2)** la columna vertebral dividida en sectores de vértebras soldadas entre sí; **3)** la coraza dorsal no descansa directamente sobre la columna vertebral, sino más bien sobre un espacio posiblemente relleno en vida con tejido adiposo (Alexander *et al.*, 1999) existente entre ambas estructuras; **4)** a nivel de la cintura pélvica, la cara dorsal del isquion y del ilion se fusionan a la coraza; **5)** los Glyptodontidae son los animales terrestres con uno de los mayores índices de hipsodoncia (Gillette y Ray, 1981), en tanto los molariformes, particularmente los más posteriores, son trilobulados, formados por tres prismas alineados próximo-distalmente; **6)** el cráneo es corto y muy alto en tanto que la serie dentaria puede extenderse muy posteriormente; **7)** el cuerpo mandibular es muy bajo y la rama ascendente está marcadamente inclinada hacia delante, relacionada probablemente a la notable extensión hacia atrás de la serie dentaria superior.

En este contexto, Fariña (1985), a través de un estudio comparado entre formas basales (*Propalaehoplophorus*) y otras derivadas (*Glyptodon*), sostuvo que el aparato masticatorio sufrió una migración desde la parte frontal del neurocráneo hasta colocarse en los taxones más derivados por debajo de él. Consecuentemente, la mayor parte de las modificaciones causadas por este proceso de telescopización habrían estado restringidas al área rostral (Fariña y Parietti, 1983). Otra consecuencia evidente resultante de este proceso es que la series dentarias inferiores se extienden muy hacia atrás, hasta una línea cercana a la articulación cráneo-mandibular (Fariña, 1988). Sin embargo, los análisis morfométricos efectuados por Fariña y Vizcaíno (2001) sugieren que, en realidad, y a diferencia de lo expuesto en Fariña y Parietti (1983), el área mayormente

modificada durante este proceso es la región posterior del cráneo, que se ubica más dorsal y anteriormente.

### **Esquemas taxonómicos de los Glyptodontidae**

Tradicionalmente, los esquemas sistemáticos de los Glyptodontidae han estado principalmente basados en la forma de la coraza y su tamaño y la morfología y ornamentación de las placas que la componen (ver, por ejemplo, Burmeister, 1870-1874; Ameghino, 1889, 1895; Lydekker, 1894; Castellanos, 1932, 1940, 1941, 1942, 1951a; Hoffstetter, 1958; Paula Couto, 1979), enmarcados dentro de un contexto sistemático de concepción fundamentalmente esencialista/tipológico (ver Giraudo, 1997; Hevia y Romero, 1999). Esta situación ha tenido como principal consecuencia un notable sobredimensionamiento taxonómico del grupo, con numerosas especies y/o géneros nominales, circunstancia de la que ya el propio Ameghino (1889: 778) era consciente, ya que muchas veces se usaron partes no homólogas para diagnosticar especies.

El primer intento de una clasificación con cierto contenido filogenético fue llevado a cabo por Ameghino (1889), quien dentro de los “Glyptodontia” reconoció la existencia de tres familias:

- **Glyptodontidae**: caracterizada por la presencia de una cola corta y compuesta por una serie de anillos armados de tubérculos espinosos.
- **Hoplophoridae**: caracterizada por poseer una cola larga compuesta de una serie de anillos caudales y finalizada en un tubo cónico-cilíndrico, y la coraza dorsal ornamentada con figuras más o menos acentuadas.
- **Doedicuridae**: caracterizada por desarrollar una coraza dorsal sin ningún tipo de ornamentación y con un tubo caudal cuyo extremo suele estar ensanchado notablemente.

Posteriormente Lydekker (1894), en un desafortunado intento de reorganización sistemática, reconoció la existencia de una sola familia, Glyptodontidae, pasando a sinonimia sin una adecuada fundamentación muchas de las especies descriptas anteriormente por autores como Burmeister (1870-1874), Gervais y Ameghino (1880), Ameghino (1883, 1886, 1889), etc. Tal vez, uno de los pocos aciertos de la obra de Lydekker (*op. cit.*) estuvo en reconocer la existencia del Panochthini *Panochthus intermedius*, del Ensenadense (Plioceno tardío-Pleistoceno-medio) de la región Pampeana.

Esta metodología taxonómica puramente tipológica siguió siendo posteriormente utilizada por autores como Castellanos en el reconocimiento de diversas categorías (e.g. Glyptatelinae Castellanos, 1932).

Simpson (1945) planteó un nuevo esquema clasificatorio de los Glyptodontidae, y propuso la existencia de cuatro subfamilias: a) **Propalaehoplophorinae** (constituido por las formas más basales de Glyptodontidae, incluyendo los **Glyptatelinae**); b) **Hoplophorinae**; c) **Doedicurinae** (incluyendo las tribus Panochthini y Doedicurini); y d) **Glyptodontinae**.

Años después, Hoffstetter (1958) formuló una síntesis taxonómica y filogenética de esta familia, y advirtió el carácter provisorio o artificial que muchas de las agrupaciones podrían tener (e.g. Plohophorini), como consecuencia principal del escaso conocimiento que se tenía de un gran número de géneros y/o especies. Así, reconoció la existencia de cinco subfamilias (en algunas de ellas los biocronos se han extendido notablemente por nuevos hallazgos con respecto a la propuesta original de Hoffstetter):

- **Glyptatelinae** (Eoceno tardío-Mioceno medio): en la cual se incluyen las formas más primitivas, que son poco conocidas (e.g. *Glyptatelus*); otras, como *Neoglyptatelus*, están mejor caracterizadas. *Lomaphorelus depstus*, proveniente del Mustersense (Eoceno medio), está reconocido sobre una placa mal conservada y prácticamente indeterminable (Scillato-Yané, 1986). El principal rasgo diagnóstico de las placas de la subfamilia es la escultura, que posee una figura central que alcanza el margen posterior, rodeada de pocas figuritas periféricas.
- **Propalaehoplophorinae** (Oligoceno tardío-Mioceno medio): abarca especies mejor conocidas que los Glyptatelinae, con cráneos elongados y bajos, que presentan ciertas similitudes a los de los Dasypodidae. La ornamentación de las placas consiste en una figura central completamente rodeada de una hilera de figuritas periféricas más pequeñas en tanto que la cola está compuesta por una serie de anillos caudales (generalmente en número de cuatro a seis), cada uno formado por dos hileras de placas, seguido de un corto tubo caudal. Los miembros anteriores y posteriores tienen cinco dedos, y los primeros tres molariformes inferiores y superiores son simples, de sección subcircular o subelíptica.

- **Doedicurinae** (Mioceno tardío-Holoceno temprano): la coraza se caracteriza por su forma claramente globular en la parte anterior, y es más baja en la región sacra. Las placas, gruesas y sin ornamentación, están cribadas por grandes forámenes, algunos de los cuales atraviesan todo el espesor de la placa. El tubo caudal está claramente deprimido y ensanchado en su extremo distal, donde presenta una serie de figuras ovales que podrían haber sido el sitio de inserción de grandes espinas córneas. La existencia de algunas corazas con fracturas producidas en vida (Ferigolo, 1992, 1993) apoya la presunción de que este tipo de estructuras hayan tenido una función defensiva/ofensiva.
- **Glyptodontinae** (Mioceno tardío-Holoceno temprano): mantienen un tipo de ornamentación primitiva, esto es una figura central rodeada por una serie de periféricas. Las placas son gruesas, en tanto que las marginales presentan tubérculos cónicos, clara sinapomorfia del grupo (Scillato-Yané *et al.*, 1995; Carlini y Scillato-Yané, 1999). La cola está compuesta por una serie de anillos móviles formados por dos hileras de placas, en donde la más distal lleva también tubérculos similares a los presentes en los bordes de la coraza dorsal; la cola termina en un corto tubo formado por pocas hileras de placas soldadas, algunas con tubérculos. El cráneo es alto y ancho, pero abruptamente truncado hacia delante por una extrema reducción de los premaxilares y nasales.
- **Sclerocalyptinae (=Hoplophorinae)** (Mioceno medio-Holoceno temprano): incluye un gran número de especies postsantacrucenses que fueron clasificadas provisoriamente por Hoffstetter (1958) en una serie de tribus, utilizando como rasgo diagnóstico principalmente la ornamentación de las placas. En general retienen una serie de caracteres primitivos ausentes en las restantes subfamilias, aunque son más avanzados que los Propalaehoplophorinae. Un rasgo distintivo de la subfamilia parece ser la precoz adquisición de un tubo caudal más largo que el de los Propalaehoplophorinae. Las tribus reconocidas por Hoffstetter (1958) son :
  - 1) **Palaehoplophorini** (Mioceno medio-Plioceno temprano): incluye las formas que poseen placas provistas de una figura central algo

deprimida rodeada de una serie de figuritas poco definidas que adquieren el aspecto de tubérculos. Los surcos que separan las figuras periféricas entre sí están mal definidos, y en su confluencia con la figura central es posible observar orificios de gran desarrollo.

**2) Plohophorini** (Mioceno tardío-Plioceno tardío): esta tribu (que probablemente no constituya un grupo natural; Hoffstetter, 1958) está caracterizada básicamente por un notable aumento en el número de figuritas periféricas, que se disponen en círculos concéntricos alrededor de la central. El tubo caudal es similar al de los Hoplophorini, pero más cilíndrico en toda su extensión y sin figuras laterales. Son los mayores Sclerocalyptinae, a excepción de los Panochthini.

**3) Panochthini** (Plioceno-Pleistoceno tardío): esta tribu ha sido postulada como probable grupo hermano de los Plohophorini (Scillato-Yané *et al.*, 1995), aunque ya Ameghino (1889) y Hoffstetter (1958) habían observado una hipotética relación entre ambas tribus a base principalmente de similitudes existentes en la multiplicación de las figuritas periféricas. En las formas más primitivas (e.g. *Propanochthus*; Plioceno) se observa una figura central rodeada por tres o cuatro hileras de periféricas mientras que en las especies más derivadas (e.g. *Panochthus tuberculatus*, del Pleistoceno tardío) este patrón de ornamentación se ha perdido y ha sido reemplazado por un “entramado” de pequeñas figuras poligonales en donde, en gran parte de la coraza, resulta imposible distinguir una figura central. El tubo caudal es muy largo, robusto y deprimido dorsoventralmente; a ambos lados existe una serie de depresiones rugosas subelípticas que pueden haber sido sitios de inserción de espinas córneas.

**4) Lomaphorini** (Mioceno tardío-Holoceno temprano): las placas, pequeñas, son de superficie interna muy cóncava. La superficie expuesta lleva una figura central algo elevada con una pequeña depresión central. Las figuritas periféricas están muy poco diferenciadas o son inexistentes, y están reemplazadas por una serie de estrías radiales a partir de la figura central. El tubo caudal, corto y cilíndrico-cónico, está formado por placas con suturas laxas.



**5) Neothocoraphorini** (Plioceno tardío-Pleistoceno tardío): incluye taxones con la coraza dorsal constituida por placas de pequeño tamaño, pero muy gruesas, prácticamente sin suturas laterales visibles. Cada placa tiene una figura central relativamente grande y elevada; rodeando a ésta existe una serie de forámenes de gran tamaño. Ameghino (1889) supuso, sin una adecuada fundamentación, que la cola debió haber sido muy similar a la de *Glyptodon*. El único género relativamente bien caracterizado es *Neothocoraphorus*, del Pleistoceno de la región Pampeana de Argentina y Uruguay. Por lo demás, se trata de un grupo poco conocido.

**6) Neuryurini** (Mioceno tardío-Pleistoceno tardío): todas las especies terciarias son pobremente conocidas. El único género pleistoceno conocido es *Neuryurus* (con una sola de las especies propuestas bien caracterizada, *N. rudis*, cuyo biocrón se limita al Plioceno tardío-Pleistoceno medio; Ensenadense). Recientemente, Zurita *et al.* (2006) han extendido el biocrón del género al Lujanense (Pleistoceno tardío). Las placas de la coraza dorsal son de gran tamaño, rectangulares o pentagonales y las suturas están poco consolidadas; la superficie dorsal de cada placa es de aspecto rugoso y presenta un gran número de pequeñas perforaciones distribuidas uniformemente. El tubo caudal está formado por placas análogas a las de la coraza, que en los laterales presentan una serie de estructuras cónicas orientadas en sentido próximo-distal y con su centro elevado (mostrando así cierta analogía con la de *Panochthus*). Aunque no existe un acuerdo generalizado, hay cierto consenso en incluir los géneros *Urotherium* y *Pseudoeuryurus* dentro de la tribu Neuryurini (Paula Couto, 1979; Scillato-Yané *et al.*, 1995; Carlini y Scillato-Yané, 1999; Cione *et al.*, 2001).

**7) Sclerocalyptini (=Hoplophorini):** (Mioceno medio-Holoceno temprano): esta tribu, reconocida por Hoffstetter (1958) fue caracterizada originalmente a base del género *Neosclerocalyptus* (= *Sclerocalyptus*). Retienen en las placas un patrón primitivo de ornamentación, muy similar a la de los Propalaehoplophorinae; la coraza dorsal resulta baja y oblonga, expandida en “alas” en la región más anterolateral, a cada lado de la escotadura cefálica; la coraza

caudal está compuesta por una serie de anillos (cuatro o cinco), seguida por un tubo bien desarrollado, cilíndrico-cónico, ligeramente aplastado y que muestra una ornamentación muy similar a la presente en la coraza dorsal. El cráneo presenta un perfil dorsal claramente convexo, con los senos nasales muy neumatizados, y está protegido por un amplio escudete cefálico fuerte, de placas bien anquilosadas; los primeros molariformes son simples, sin indicios de lobulación.

Uno de los últimos esquemas clasificatorios para los Glyptodontidae fue propuesto por Paula Couto (1979). Básicamente es muy similar al de Hoffstetter (1958), pero con algunas diferencias, ya que no reconoce, entre los Glyptodontidae más basales, la existencia de los Glyptatelinae, que los incluye dentro de los Propalaehoplophorinae. Otras diferencias, de menor importancia, están relacionadas con la inclusión y/o exclusión de algunos taxones dentro de las distintas subfamilias, así como ciertas problemáticas nomenclaturales.

El más reciente diseño de clasificación es el de McKenna y Bell (1997) que, si bien no tiene la difusión de los dos anteriores, presenta ciertas diferencias con los de Hoffstetter (1958) y Paula Couto (1979), en lo que respecta a la inclusión de algunas especies en otras categorías taxonómicas. Sin embargo, ellos no dan ninguna fundamentación acerca de los criterios utilizados en los reordenamientos taxonómicos que efectúan. En el caso particular de los Hoplophorini, la situación es más compleja, ya que debe sumarse el hecho que ciertos taxones están reconocidos sobre materiales muy fragmentarios y resulta dificultoso hallar caracteres diagnósticos que permitan validar las especies o, incluso, permitir su inclusión en la tribu. A continuación se detallan los taxones adicionales que han sido incorporados por McKenna y Bell (1997) dentro de los Hoplophorini y su situación taxonómica:

-- *Parahoplophorus paranensis* (Ameghino, 1883): esta especie fue inicialmente incluida por Ameghino (1883) en el género *Hoplophorus* (= *Sclerocalyptus*). Tiene como material tipo un fragmento de coraza dorsal cubierto parcialmente por el sedimento (Ameghino, 1889; lám. LXIV, fig. 4) y que actualmente está extraviado, proveniente del “Mesopotamiense” (Mioceno tardío-Plioceno temprano) de los alrededores de la ciudad de Paraná (Castellanos, 1932, 1940). Por esta situación, las descripciones dadas en repetidas oportunidades por Ameghino (1883, 1889, 1895) y Castellanos (1932) son ambiguas y no incluyen caracteres diagnósticos. El material fue posteriormente estudiado por Castellanos (1932), quien a partir de la proliferación de las

figuritas periféricas que observó supuso una mayor afinidad de este taxón con *Plohophorus* que con “*Sclerocalyptus*”. Por este motivo reconoció el género *Parahoplophorus*, que hasta la actualidad sólo cuenta con la mencionada especie y no se han asociado nuevos materiales. Paula Couto (1979) y Hoffstetter (1958) incluyeron esta especie dentro de la tribu Plohophorini, pero sin dar nueva evidencia. De este modo, la inclusión de este taxón por McKenna y Bell (1997) en la tribu Hoplophorini resulta también arbitraria y sin sustento.

-- *Berthawyleeria* Castellanos 1940. Este género fue reconocido por Castellanos (1940), utilizando como material tipo el tercio distal de un tubo caudal (*Berthawyleeria uncinata*) parcialmente reconstruido (**IFG 265**) y exhumado del “Mesopotamiense” (Mioceno tardío-Plioceno) de los alrededores de la localidad de San Gregorio, Uruguay. En la misma contribución, Castellanos (1940) reconoció otra especie, *B. gracilis*, a partir de algunos fragmentos de la coraza dorsal (**MPCNP 2313**) que tienen la misma procedencia estratigráfica y geográfica que la otra especie del género. El estudio del material muestra, así como se deriva de la lectura de la descripción original del autor (y como en la otra especie) que no es posible hallar prácticamente ningún carácter diagnóstico válido.

-- *Stromaphorus* Castellanos 1926. Al igual que con *Berthawyleeria*, están descriptas para este género dos especie: **a)** *S. ameghinoi* (Ameghino, 1887), sobre la base de una serie de trozos de la coraza dorsal (**MLP 16-101**) provenientes del “Araucanense” (Mioceno tardío-Plioceno) del Valle de Santa María, Catamarca. Del estudio del material y de la lectura de las descripciones, se desprende que esta especie no puede ser incluida dentro de la tribu Hoplophorini. Algunos caracteres más relevantes son: 1) la multiplicación de hileras de figuritas periféricas alrededor de cada figura central; 2) la multiplicación de figuritas periféricas en cada hilera, especialmente en los laterales y en la región posterior de la coraza; 3) las figuras centrales se vuelven notablemente convexas en las adyacencias de la escotadura caudal, en donde es también posible visualizar hasta cuatro o cinco hileras de periféricas entre dos figuras centrales contiguas. Este conjunto de caracteres claramente sugiere una mayor afinidad con los Plohophorini; **b)** la otra especie es *S. compressidens* (Moreno y Mercerat, 1891), proveniente también del “Araucanense” del Valle de Santa María, Catamarca. En líneas generales, muestra el mismo conjunto de rasgos que *S. ameghinoi* (ver Cabrera, 1944).

-- *Trabalia* Kraglievich, 1932. La única especie reconocida para este género es *T. guimaraensi* Kraglievich, 1932, cuyo material tipo (**MNHMN 110**) consiste en el tercio

distal de un tubo caudal parcialmente reconstituido (sobre todo en el cuarto proximal), procedente del Terciario del Departamento de Durazno, Uruguay. Los caracteres diagnósticos dados oportunamente por Kraglievich (1932) (e.g. tubo recto, número de figuritas periféricas, número de hileras de figuritas que separan a cada figura lateral, etc.) y lo fragmentario del material impiden toda especulación acerca de la validez de este taxón y su inclusión o no dentro de los Hoplophorini.

-- *Stromaphoropsis* Kraglievich, 1932. En una revisión del género, Castellanos (1949 y 1953a) reconoce la existencia de tres especies, todas procedentes del “Mesopotamiense” de las barrancas de la localidad de San Gregorio (Uruguay), en la margen izquierda del Río de La Plata. La especie tipo es *S. scavinoi*, fundada sobre un conjunto de placas de la coraza dorsal, parte muy pequeña de una mandíbula y del maxilar y una vértebra caudal. *S. benvenutoi* Castellanos 1953 y *S. rebuffoi* Castellanos 1953 son especies basadas en materiales más completos. La circunstancia de que las tres especies tengan la misma procedencia estratigráfica y geográfica, así como una notable similitud morfológica, podría indicar, en principio, el hecho de que correspondan, en realidad, a una sola. Por último, una reciente revisión taxonómica efectuada por Perea (2005) sobre los Glyptodontidae Hoplophorinae neógenos de Uruguay sugiere una sinonimia parcial del género *Pseudoplophorus* Castellanos, 1926 con *Stromaphoropsis* (*nec S. scavinoi* Kraglievich, 1932).

-- *Trachycalyptus* Ameghino 1908. El género comprende numerosas especies (muchas de ellas nominales) del “Mesopotamiense” y Chapadmalalense de Argentina (ver Hoffstetter, 1958; Paula Couto, 1979). Se caracteriza por la presencia de un tubo caudal con placas en donde no existen figuritas periféricas. Las placas de la coraza dorsal, de aspecto rugoso y con numerosas puntuaciones, tienen la figura central y las periféricas poco diferenciadas, tal como es propio en los Lomaphorini (ver Hoffstetter, 1958; Pascual *et al.*, 1966; Paula Couto, 1979)

A diferencia de Hoffstetter (1958) y Paula Couto (1979), McKenna y Bell (1997) no consideran los Neothocoraphorini como gliptodontes Hoplophorinae, situándolos en una posición incierta dentro de la familia Glyptodontidae. Con respecto a los Glyptodontinae, reconocen dos tribus: Glyptodontini, para las especies de América del Sur, y Glyptotheriini, en donde colocan aquellos taxones de América del Norte y de América Central.



### Historia evolutiva y biogeográfica de los Glyptodontidae

El primer registro de un Glyptodontidae se remonta al Mustersense (Eoceno tardío) (cuadro 1) y corresponde a la subfamilia Glyptatelinae Castellanos, 1932 (*Glyptatelus fractus* Ameghino, 1902), básicamente conocido a través de placas aisladas y, posiblemente, restos de una mandíbula con un molariforme asociado, que presenta ya la típica trilobulación de los Glyptodontidae (Hoffstetter, 1958). Otro taxón coetáneo reconocido es *Lomaphorelus depstus* Ameghino, 1902, pero su validez resulta incierta por cuanto sólo se conoce una placa en muy mal estado de preservación (Scillato-Yané, 1986). En este contexto, la Patagonia argentina parece haber sido, por lo menos hasta el “Friasense” (Mioceno medio), el lugar geográfico en donde mejor quedó preservada la cladogénesis y radiación del grupo (Pascual *et al.*, 1984a y b; Pascual y Odreman Rivas, 1973), habida cuenta del buen registro que existe allí de los cingulados (Scillato-Yané, 1986). Más aún, estos autores (Pascual *et al.*, 1984a; Pascual y Odreman Rivas, 1973) llegan a proponer que ese territorio pudo haber sido un centro de radiación y cladogénesis.

Recientemente han sido propuestos, a menores latitudes, otros posibles escenarios evolutivos para los Cingulata. Esta hipótesis está apoyada particularmente por aquellos taxones provenientes del Grupo Honda (“Friasense”) de la localidad de La Venta, Colombia (Carlini *et al.*, 1997). Numerosas diferencias taxonómicas y paleobiogeográficas con la paleofauna isócrona de la Patagonia apoyan esta hipótesis. Entre ellas es destacable, en los Glyptodontidae, la supervivencia de un Glyptatelinae (*Neoglyptatelus originalis* Carlini *et al.*, 1997) con caracteres muy primitivos, así como los registros de los Dasypodidae Astegotheriinae, Dasypodini y Tolypeutinae, ausentes en la Patagonia, en donde se registran por el contrario Peltephilini, Euphractini y Stegotheriini (Carlini *et al.*, 1997).

En este marco, la presencia de algunos Propalaehoplophorinae (*Asterostemma gigantea* y *A. acostae*), que parecen presentar claras afinidades filogenéticas con los posteriores Hoplophorinae, llevó a estos autores a proponer un posible origen ecuatorial para esta subfamilia (Carlini *et al.*, *op. cit.*); sin embargo, el hallazgo posterior en la región patagónica de un Hoplophorinae Hoplophorini (*Eonaucum colloncuranum* Scillato-Yané y Carlini, 1998) de mayor antigüedad refuta parcialmente esa hipótesis en tanto los Hoplophorini parecerían tener sus registros más antiguos en la Patagonia (Scillato-Yané y Carlini, 1998a).

Durante el Deseadense (Oligoceno tardío) los Glyptodontidae sufrieron un notable incremento en diversidad y se registra, por primera vez, la subfamilia Propalaehoplophorinae (cuadro1) (Propalaehoplophorinae gen. et sp. indet.), potencial ancestro estructural de todos los Glyptodontidae posteriores (Scott, 1903-1904; Scillato-Yané, 1977a) (cuadro1). Entre los Glyptatelinae se observa la existencia de un taxón de talla gigantesca, *Clypeotherium magnum*, mayor aún que algunos Glyptodontidae cuaternarios (e.g. *Neosclerocalyptus*); en otros Xenarthra, particularmente Tardigrada, se observa el mismo fenómeno (Scillato-Yané, 1977a). El Deseadense marca el fin del registro, a altas latitudes, de los Glyptatelinae, que sin embargo persisten hasta el Mioceno medio en ámbitos más septentrionales (Carlini *et al.*, 1997). El ambiente predominante, sumamente favorable a los Xenarthra, habría estado representado por climas y vegetaciones tropicales y subtropicales (Pascual, 1970; Volkheimer, 1971), al menos en parte del Oligoceno superior.

Durante las edades Colhuehuapense y Santacrucense (Mioceno temprano-Mioceno medio) los Propalaehoplophorinae sufren una gran diversificación, que se manifiesta en el reconocimiento de cuatro géneros: *Propalaehoplophorus* Ameghino, *Cochlops* Ameghino, *Eucinepeltus* Ameghino y *Asterostemma* Ameghino (este último también presente en el Mioceno medio de La Venta, Colombia (Carlini *et al.*, 1997) y en Venezuela (Simpson, 1947).

El “Friasense” (Mioceno medio-tardío) (que involucra tres “Faunas” sucesivas, Friasense *s.s.*, Colloncureense y Mayoense; Scillato-Yané y Carlini, 1998a) marca el comienzo del Ciclo Faunístico Panaraucariano, Subciclo Protoaraucariano (Friasense-Chasiquense) (Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990; Pascual *et al.*, 1996). Los Xenarthra, especialmente los grandes Tardigrada cursoriales (como Megatheriidae, Mylodontidae y Scelidotheriinae; ver Mc Donald, 1987) se vuelven más frecuentes (Pascual *et al.*, 1996), concomitante con una progresiva aridización, consecuencia principalmente de la orogenia andino-patagónica (ver Pascual y Bondesio, 1982). En este contexto climático-ambiental se registran por última vez los Propalaehoplophorinae (*Propalaehoplophorus?* y *Eucinepeltus*) (Bondesio *et al.*, 1980b), al tiempo que se observa el primer registro de los Hoplophorinae con la tribu Palaehoplophorini (*Palaehoplophorus* Ameghino y *Palaehoplophoroides* Scillato-Yané y Carlini) (Paula Couto, 1979; Scillato-Yané y Carlini, 1998a) (cuadro1).

La Edad Chasiquense (Mioceno medio-tardío) marca el fin de la Patagonia argentina como posible centro de cladogénesis y radiación (Pascual y Odreman Rivas,

1973; Pascual *et al.*, 1984a y b), centro que posteriormente durante el Huayqueriense, Montehermosense y Chapadmalalense (Mioceno tardío-Plioceno temprano), se habría trasladado hacia el Norte (Pascual *et al.*, 1984a y b). Los Palaehoplophorini (*Palaehoplophorus*) se vuelven los Glyptodontidae más abundantes, seguidos por los Hoplophorini, y el primer registro de un Plohophorini (Plohophorini gen. et sp. indet.) (Bondesio *et al.*, 1980a).

Las Edades Huayqueriense y Montehermosense (Mioceno tardío-Plioceno temprano) marcan la desaparición de los elementos pansantacrucianos, todavía presentes en el Chasicuense: Peltephilinae (Cingulata) y Homalodotheriidae (Notoungulata) (ver Scillato-Yané, 1977b y c; Bondesio *et al.*, 1980a; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990). En este lapso, los Glyptodontidae sufren una importante radiación al tiempo que se constituyen en buenos indicadores paleozoogeográficos. Persisten los Palaehoplophorini, muy abundantes en el “Mesopotamiense” (Mioceno tardío-Plioceno; Formación Ituzaingó, provincia de Entre Ríos), con los géneros *Palaehoplophorus*, *Chlamyphractus* Castellanos y *Proglyptodon* Ameghino (Castellanos, 1940; Ameghino, 1885; Cione *et al.*, 2000). Por otro lado, en la región pampeana sólo está presente un taxón de Palaehoplophorini: *Aspidocalyptus castroi* Cabrera (Cabrera, 1939) y no se registran en el “Araucanense” del NO de Argentina (Cabrera, 1944). En el “Mesopotamiense” también están presentes los Plohophorini: *Parahoplophorus* Castellanos y *Plohophorus* Ameghino y los Doedicurinae: *Eleutherocercus* Koken y *Comaphorus* Ameghino. De igual modo, se registran por primera vez los Neuryurini: *Pseudoeuryurus* Ameghino (Ameghino, 1889) y *Urotherium* Castellanos (Castellanos, 1926).

A diferencia de lo que ocurre en el “Mesopotamiense”, en el “Araucanense” (Huayqueriense-Montehermosense?) del NO argentino, se halla por primera vez un Glyptodontinae (*Glyptodontidium tuberifer* Cabrera; cuadro 1), y predominan los Plohophorini (*Phlyctaenopyga* Cabrera, *Stromaphorus* Castellanos y *Parahoplophorus* Castellanos). En la provincia de Jujuy ha sido descrito para el Huayqueriense el Plohophorini *Cranithlastus* Arias *et al.* (Arias *et al.*, 1978). También se encuentran Doedicurinae (*Eleutherocercus*), Neuryurini (*Urotherium*), Lomaphorini (*Lomaphorops* Castellanos, *Peiranoa* Castellanos y *Trachychalyptus* Ameghino) y Hoplophorini (*Eosclerocalyptus* C. Ameghino) (ver Castellanos, 1946a y b, 1948; Cabrera, 1944; Marshall y Patterson, 1981; Powell, 1998).



En el Plioceno, el Chapadmalalense marca el fin de lo que Pascual y Bondesio (1982) llamaron “Edad de las planicies australes”. Los Glyptodontidae más abundantes parecen ser los Hoplophorinae (pero en mucho menor número que en las edades anteriores), a través de las tribus Neuryurini (*Urotherium*; Castellanos, 1926), Lomaphorini (*Trachycalyptus*), Plohophorini (*Plohophorus* y *Plohophoroides*) (Reig, 1958). También aparece el segundo registro de un Glyptodontinae, exclusivo de esta edad (*Paraglyptodon chapadmalensis* Castellanos) (Scillato-Yané *et al.*, 1995; Carlini y Scillato-Yané, 1999).

En el Marplatense (Plioceno tardío) son destacables los últimos registros del Neuryurini *Urotherium* (Vorohuense) y de Plohophorini (Barrancalobense), mientras que en el Sanandresense sólo se conocen restos muy fragmentarios, asignables a Glyptodontidae indet. (Quintana, 1994; Scillato-Yané *et al.*, 1995).

A partir del Plioceno más tardío (Ensenadense temprano) se marca la total desaparición de los elementos panaraucarianos (Plohophorini y Palaehoplophorini) y se reconocen los taxones con los mayores tamaños conocidos (e.g. *Panochthus intermedius* Lydekker; Scillato-Yané y Carlini, 1998b) y amplias extensiones latitudinales. Ejemplo de ello son *Glyptodon* Owen, que se distribuye desde el sur de la Argentina hasta Venezuela (Tonni y Scillato-Yané, 1997) y *Panochthus* Burmeister. Estas extensas distribuciones indican el desarrollo de grandes extensiones abiertas de estepas y pastizales (Scillato-Yané *et al.*, 1995), resultado del progresivo enfriamiento y aridización que se observa en la parte más superior del Sanandresense (Plioceno tardío) y que continúa durante el Ensenadense, Bonaerense y Lujanense (Cione y Tonni, 1995, 1999, 2001; Tonni *et al.*, 1999).

Durante el Pleistoceno temprano, la subfamilia Glyptodontinae arribó a América del Norte, como parte del “GIBA”. Estuvo representada por el género *Glyptotherium* Osborn, morfológicamente similar a *Glyptodon* y distribuido con seguridad en México y Estados Unidos, hasta aproximadamente los 35° N (Gillette y Ray, 1981). Un Cingulata particularmente problemático es *Pachyarmatherium leiseyi*, proveniente del Plioceno tardío-Pleistoceno temprano del Estado de Florida, Estados Unidos. Inicialmente fue reconocido por Downing y White (1995) como un Dasypodoideo; sin embargo, en la actualidad, este taxón está clasificado tentativamente como un Glyptodontidae Glyptatelinae (ver McKenna y Bell, 1997). De confirmarse esto, representaría una notable extensión latitudinal y temporal de los Glyptatelinae, cuyos últimos registros ciertos se encuentra en el Mioceno medio de La Venta,

Colombia (Carlini *et al.*, 1997) y en el Mioceno tardío de Uruguay (Vizcaíno *et al.* 2003). Además, demostraría que los Glyptodontinae no fueron los únicos Glyptodontidae capaces de migrar a América del Norte durante el “GIBA”.

Los últimos registros de Glyptodontidae están en el Platense (Holoceno temprano). Así, existe un probable registro de *Neosclerocalyptus*, datado en 7070 años A.P. procedente de la región central de Paraguay (Carlini y Scillato-Yané, 1999). En Argentina han sido reportados restos de *Doedicurus clavicaudatus* con una antigüedad aproximada de 7000 a 7500 años AP (Politis y Gutierrez, 1998; Cione *et al.*, 2003). En la Estancia La Moderna, provincia de Buenos Aires, han sido hallados restos de *Neosclerocalyptus* y *Glyptodon* de presunta edad holocena (Cione *et al.*, 2003). A su vez, Rosello *et al.* (1999) han datado restos de *Glyptodon* provenientes del Río Luján, Buenos Aires, en aproximadamente 4.000 años, lo que representaría un extraordinario caso de supervivencia de “megafauna” en el Holoceno medio; sin embargo, un análisis posterior efectuado por Cione *et al.* (2001) sugiere que la validez de estos fechados es altamente dudosa por cuanto el porcentaje de colágeno hallado en las muestras resulta demasiado bajo y las posibilidades de contaminación altas.

## ESQUEMA SISTEMÁTICO GENERAL DE LOS GLYPTODONTIDAE

Dado que los esquemas clasificatorios de los Xenarthra Glyptodontidae varían de acuerdo a los distintos autores consultados, esta agrupación representa un consenso, en la medida de lo posible, de las agrupaciones propuestas por Simpson (1945) Hoffstetter (1958), Paula Couto (1979) y McKenna y Bell (1997).

### Familia Glyptodontidae Gray, 1869

#### Subfamilia Glyptatelinae Castellanos, 1932

*Glyptatelus* Ameghino, 1897

*Clypeotherium* Scillato-Yané, 1977

*Neoglyptatelus* Carlini, Vizcaíno y Scillato-Yané, 1997

*Pachyarmatherium* Downing y White, 1995

*Lomaphorelus*? Ameghino, 1902

#### Subfamilia Propalaehoplophorinae Ameghino, 1891

*Propalaehoplophorus* Ameghino, 1891

*Eucinepeltus* Ameghino, 1891

*Asterostemma* Ameghino, 1889

*Metopotoxus* Ameghino, 1895

*Cochlops* Ameghino, 1889

#### Subfamilia Glyptodontinae Gray, 1869

*Paraglyptodon* Castellanos, 1932

*Glyptodontidium* Cabrera, 1944

*Glyptodon* Owen, 1839

*Glyptotherium* Osborn, 1903

#### Subfamilia Doedicurinae Ameghino, 1889

*Prodaedicurus* Castellanos, 1927

*Comaphorus* Ameghino, 1886

*Castellanosia* Kraglievich, 1932

*Xiphuroides* Castellanos, 1927

*Doedicurus* Burmeister, 1874

*Daedicuroides* Castellanos, 1941

*Plaxhaplus* Ameghino, 1884

#### Subfamilia Hoplophorinae Huxley, 1864

Tribu Lomaphorini Hoffstetter, 1958

*Lomaphorus* Ameghino, 1889

*Peiranoa* Castellanos, 1946

*Lomaphorops* Castellanos, 1932

*Trachycalyptoides* Saint-André, 1996

? *Trachycalyptus* Ameghino, 1908

Tribu Plohophorini Castellanos, 1932

*Plohophorus* Ameghino, 1887

*Pseudoplohophorus* Castellanos, 1926

*Plohophorops* Rusconi, 1934

*Coscinocercus* Cabrera, 1939

*Phlyctenopyga* Cabrera, 1944

*Plohophoroides* Castellanos, 1928

*Zaphilus* Ameghino, 1889

*Parahoplophorus* Castellanos, 1932

*Stromaphorus* Castellanos, 1926

*Stromaphoropsis* Kraglievich, 1932

Tribu Panochthini Hoffstetter, 1958

*Nopachthus* Ameghino, 1888

*Panochthus* Burmeister, 1866

*Propanochthus* Castellanos, 1925

*Parapanochthus* Moreira 1971

Tribu Neuryurini Hoffstetter, 1958

*Neuryurus* Ameghino, 1889

*Pseudoeyryurus* Ameghino, 1889

*Eleutherocercus* Koken, 1888

*Urotherium* Castellanos, 1926

Tribu Palaehoplophorini Hoffstetter, 1958

*Palaehoplophorus* Ameghino, 1883

*Aspidocalyptus* Cabrera, 1939

*Proto glyptodon* Ameghino, 1885

*Chlamyphractus* Castellanos, 1939

*Palaehoplophoroides* Scillato-Yané y Carlini, 1998

Tribu Neothocoraphorini Castellanos, 1951

*Pseudoneothocoraphorus* Castellanos, 1951

*Neothocoraphorus* Ameghino, 1889

Tribu Hoplophorini Huxley, 1864

*Neosclerocalyptus* Paula Couto, 1957 (= *Sclerocalyptus* Ameghino, 1891)

*Eosclerocalyptus* C. Ameghino, 1919

*Hoplophractus* Cabrera, 1944

*Eosclerophorus* Castellanos, 1948

*Eonaucum* Scillato-Yané y Carlini, 1998

*Hoplophorus* Lund, 1839

*Chacus* Zurita, 2002

*Isolinia* Castellanos, 1951

“Cuando me encontraba como naturalista en el “Beagle”, buque de la marina real, me llamaron mucho la atención ciertos hechos que se presentan en la distribución geográfica de los seres orgánicos que viven en América del Sur y en la relaciones geológicas entre los habitantes actuales y los antiguos de aquel continente. Estos hechos (.....) parecían dar alguna luz sobre el origen de las especies, este misterio de los misterios, como lo ha llamado uno de nuestros mayores filósofos.”

C. Darwin, “El origen de las especies”

## 1.2. LOS HOPLOPHORINAE HOPLOPHORINI: RESEÑA HISTÓRICA DE SUS DESCUBRIMIENTOS Y ESTUDIOS PREVIOS

Desde una perspectiva histórica, la primera especie reconocida para los Cingulata Glyptodontidae corresponde a “*Dasypus*” *antiquus* Vilardebó y Berro, 1838 (cuyo ejemplar tipo fue hallado en el año 1837 en el Arroyo del Pedernal, Departamento de Canelones, Uruguay; ver Mones, 1981 y 1986a), seguida por el Hoplophorini *Hoplophorus euphractus* Lund, 1839 y *Hoplophorus selloi* Lund, 1839, provenientes del Pleistoceno de Lagoa Santa, Brasil y de Uruguay, respectivamente.

Limitándose a los Hoplophorini de Argentina, el primer dato édito corresponde a Owen (1845), quien figuró una porción de coraza dorsal (cuatro placas articuladas) provenientes de sedimentos cercanos al Río Matanza, a unos 32 kilómetros al sur de la ciudad de Buenos Aires, y pertenecientes a la colección del *Royal College of Surgeons of England*. A base de este material, reconoció la especie “*Glyptodon*” *ornatus* (*non Glyptodon* Owen, 1838). Posteriormente, el material tipo fue interpretado por Burmeister (1866), como un ejemplar juvenil de *Glyptodon clavipes*, pero luego se rectificó, asignándolo al género *Hoplophorus* Lund -*H. ornatus*- (Burmeister, 1870-1871).

En 1864-1865, Burmeister dio a conocer una mitad posterior de hemimandíbula izquierda en mal estado de preservación, que refirió a nueva especie de *Glyptodon*, *G. pumilio*, aunque luego el mismo autor la transfirió al género *Hoplophorus* (*H. pumilio*) (Burmeister, 1871: 222). La descripción dada fue sumamente escueta y tampoco se proporcionó la procedencia geográfica y estratigráfica del material. Debido a la mala

caracterización morfológica, Ameghino en diversas oportunidades (1880 y 1889), completó la descripción de este material, pero considerando siempre que se trataba de una especie nominal, sosteniendo que “... *esta mandíbula proviene sin dudas de las especies enumeradas, representadas por restos de coraza, pero no es posible determinar cuál de ellas...*” (Ameghino, 1889: 269).

A su vez, años más tarde, Gervais y Ameghino (1880) dieron a conocer una nueva especie asignada al género *Hoplophorus*, *H. perfectus*, basada en una pequeña porción de coraza consistente en tres placas articuladas. En esa contribución, la descripción del holotipo fue muy breve y el material no fue figurado, así como tampoco se mencionó su procedencia. Esta situación fue parcialmente subsanada cuando Ameghino (1889) figuró el material y dio a conocer su procedencia geográfica y estratigráfica, al tiempo que asoció de manera totalmente injustificada, nuevos materiales, particularmente una mitad distal de tubo caudal (**MACN 7079**) sin datos geográficos ni estratigráficos. Tres años después de la descripción original de *H. perfectus*, Ameghino (1883) reconoció otra especie de *Hoplophorus*, *H. paranensis*, fundada sobre un trozo de coraza envuelta en una arenisca muy dura, que había sido previamente colectada por el Profesor Scalabrini en el “Mesopotamiense” (Mioceno tardío-Plioceno temprano) de las barrancas de la margen izquierda del río Paraná, Entre Ríos. Castellanos (1932) observó que la multiplicación de figuritas periféricas lo relacionaba más filogenéticamente a *Plohophorus* que a *Sclerocalyptus* (*antea Hoplophorus*), por lo que creó el género *Parahoplophorus* (*P. paranensis*). Tanto Hoffstetter (1958) como Paula Couto (1979) se mostraron de acuerdo con las observaciones de Castellanos (1932) y ubicaron *Parahoplophorus paranensis* dentro de los Plohophorini.

A su vez, Roth (1888) dio a conocer, dentro de un listado de mamíferos pleistocenos, dos nuevas especies de *Hoplophorus*: *H. studeri* y *H. kelleri*, sin ilustrar en ningún momento los materiales. Tampoco brindó una diagnosis y/o descripción, ni mencionó número de repositorio, por lo que ambas especies deben ser considerados como *nomen nudum*. En el mismo año, Moreno (1888) reconoció la especie *H. formosus*, sin proveer tampoco ningún rasgo diagnóstico, ya que se limitó a decir que: “*Las figuras centrales de las placas que son algo mayores y las pequeñas que las rodean, tienen sus contornos más acentuados que el de H. ornatus, lo mismo que sus ángulos que son más agudos. Si en algunos puntos las figuras centrales son lisas, en*

*otros, en la mayor parte, tienen una suave concavidad, levantándose los bordes como en ciertas placas de Clamydotherium”.*

Paralelamente a estos dos autores, Ameghino (1888) fundó, a base de un fragmento de coraza dorsal, una nueva especie, *H. lineatus*, procedente de sedimentos de edad Montehermosense, en la localidad de Monte Hermoso. Un año después Ameghino (1889) figuró el material (lám. LXIV, figs. 5 y 7) al tiempo que amplió notablemente la descripción, pero sin referir nuevos materiales. El tipo fue también figurado por Lydekker (lám. XIV, fig. 4), pero lo refirió erróneamente a *Lomaphorus*. A su vez, C. Ameghino (1919), consideró que esta especie debería, con toda seguridad, pertenecer al género *Eosclerocalyptus*, pero sin dar mayores argumentos al respecto. En la misma contribución (Ameghino, 1888) dio a conocer otra especie de Hoplophorini, *H. cordubensis*, utilizando como tipo una porción de coraza dorsal hallada y exhumada previamente por Francisco P. Moreno en un valle de las sierras de Córdoba, aunque luego Castellanos (1925) especificó que ésta provenía de los alrededores de la localidad de Cura Brochero, provincia de Córdoba. Ameghino (1888) atribuyó estos restos de *H. cordubensis* a su Piso “Puelchense”, sosteniendo que las placas presentaban caracteres intermedios entre las de *Hoplophorus* y *Glyptodon*. Lamentablemente, Ameghino (1889: lám. LVIII, figs. 8 y 9) sólo figuró algunos restos de placas, pero no el material tipo. A causa de la particular morfología de las placas, esta especie fue luego transferida por Castellanos (1941) al género *Paraglyptodon* (*P. cordubensis*), aunque años después el material fue nuevamente clasificado por él mismo (Castellanos, 1951b) en el género *Isolinia* (*I. cordubensis*).

En su gran obra de 1889 (“Contribución al Conocimiento de los Mamíferos Fósiles de la República Argentina”) Ameghino realizó una síntesis de las especies de Hoplophorini hasta entonces existentes, mejorando y ampliando las descripciones y figurando en muchos casos los materiales, al tiempo que reconoció otras especies. Una de ellas fue *Hoplophorus verus*, especie muy mal caracterizada y descripta por Ameghino (1889) basándose en una sola placa de la coraza (lámina LXIX, fig. 15) proveniente del “Mesopotamiense” de las barrancas de los alrededores de la ciudad de Paraná, Entre Ríos. A este respecto Ameghino (1889: 270) sostuvo que: “*Las diferencias que distinguen a esta especie son muy difíciles de explicar por medio de las palabras, pero saltan inmediatamente a la vista cuando se examinan las piezas originales*”!



*Hoplophorus scrobiculatus* es un taxón que había sido previamente reconocido por Burmeister, pero nunca formalmente descrito. Para la descripción de esta especie, Ameghino (1889) utilizó una coraza dorsal casi completa asociada erróneamente a un tubo caudal, ambos materiales provenientes del Ensenadense de las excavaciones del puerto de La Plata y de las toscas del río de La Plata, respectivamente, provincia de Buenos Aires. Al igual que en casos anteriores, sólo figuró tres placas aisladas (lám. LLXXXV, fig. 4). Curiosamente, Ameghino (1895), en un trabajo de réplica a la revisión efectuada por Lydekker (1894), se contradijo notablemente, pues sostuvo que los materiales no provienen, tal como lo mencionó Lydekker (1894) del puerto de La Plata, sino de sedimentos del Ensenadense inferior de los alrededores de la ciudad de Buenos Aires. Además, pudo comprobar que mientras la coraza pertenecía en realidad a *Lomaphorus compressus*, el tubo caudal correspondía a un ejemplar de *Hoplophorus migoyanus*. Concluyó, por lo tanto, que *H. scrobiculatus* era una especie no válida dentro del elenco de Glyptodontidae.

Otro taxón reconocido por Ameghino (1889) fue *H. pseudornatus*, a partir de trozos de placas de la coraza dorsal y de un tubo caudal roto en su extremo proximal, que ya había sido previamente descrito por Lydekker (1887) como *Hoplophorus* sp. a ?. Los materiales fueron figurados por Ameghino (1889, lám. LVII, fig. 5 y láms. XCII, figs. 1, 2 y 3) y señalados como provenientes del Ensenadense de las toscas del río de La Plata.

La única especie de edad Bonaerense (Pleistoceno medio-tardío) dada a conocer por Ameghino (1889) fue *Hoplophorus migoyanus*, cuyo nombre específico resultó en honor al Señor Julio Migoya. Aunque Ameghino no especificó la procedencia geográfica del material ilustrado (un tubo caudal parcialmente completo) (Ameghino, 1889; lám. LXXXIX, figs. 1, 2, 3), éste proviene del “Pampeano” superior del río Luján, según figura en la tarjeta de colección.

*Hoplophorus bergi* es otra de las especies fundadas por Ameghino (1889), pero mal caracterizada. El material, consistente en un tubo caudal incompleto, fue ilustrado por el autor (Ameghino, 1889, lám. LXXXVI, figs. 1, 2 y 3) y el nombre específico fue dedicado al Dr. Carlos Berg, profesor de Zoología de la Universidad de Buenos Aires. El ejemplar tipo proviene de la Formación Pampeana de las Sierras de Córdoba, pero Ameghino también le refirió algunos tubos caudales provenientes de distintos puntos de la provincia de Buenos Aires.

*Hoplophorus evidens* fue descrito por Ameghino (1889) para el Pleistoceno de Santa Cruz de la Sierra (Bolivia), a base de un fragmento posterior de coraza (Ameghino, 1889, lám. LXXV, fig. 2). En la misma contribución atribuye, arbitrariamente, un tubo caudal (Ameghino, 1889, lám. LXXXIV, figs. 2, 3 y 4) originalmente referido a *Glyptodon clavipes* por Owen (1839), proveniente de la provincia de Buenos Aires y correspondiente a la colección del *Royal College of Surgeons of England*.

Por último, *Hoplophorus heusseri*, cuyo nombre específico hace referencia al Dr. Cristian Heusser (quien cedió a Ameghino el material para su estudio), está basado en un tubo caudal (Ameghino, 1889, lám. LXXXVI) casi completo. Tanto la procedencia estratigráfica como geográfica que menciona el autor resultan muy poco precisas, pues sostiene que la pieza proviene de la Formación Pampeana del Municipio de Buenos Aires. En las colecciones paleontológicas del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, ha sido hallado un tubo caudal (MACN 2222). El material tiene como legatario al Dr. Heusser (*in schedula*) y muy probablemente sea éste el holotipo de la especie dadas las similitudes existentes entre el material aquí analizado y aquél figurado por Ameghino (1889).

Tiempo después, Ameghino (1891) reemplazó, trasgrediendo ciertos artículos del International Code of Zoological Nomenclature, el nombre genérico de *Hoplophorus* Lund, 1839 por el de *Sclerocalyptus* Ameghino, 1891, con la especie tipo *Sclerocalyptus ornatus* (= *Glyptodon ornatus* = *Hoplophorus ornatus*). La argumentación dada en ese entonces por Ameghino (1891) fue que el nombre genérico *Hoplophorus* se encontraba pre-ocupado por *Oplophores* Duméril, *Hoplophora* Party, *Hoplophora* Koch y *Oplophorus* Milne-Edwards (ver Neave, 1939-1940). El resultado de este accionar fue que todas las especies previamente asignadas a *Hoplophorus* pasaron a formar parte del nuevo género *Sclerocalyptus*, situación que se vio reflejada en su obra de réplica a la de Lydekker (1894) (Ameghino, 1895).

Ese mismo año, Moreno y Mercerat (1891) dieron a conocer, de manera muy breve y poco precisa, una nueva especie que equivocadamente asignaron al género *Neuryurus* Ameghino 1889 (*N. proximus* Moreno y Mercerat, 1891), proveniente del Bajo de Andalhuala, Departamento de Santa María, Catamarca. La descripción que dieron estos autores fue muy pobre, ya que se limitaron a dar algunas medidas de los molariformes y una brevísima descripción de ellos. El holotipo de esta especie (parte anterior del cráneo junto con la hemimandíbula izquierda) fue transferido por Lydekker

(1894) a la especie *Plohophorus ameghini* Ameghino, 1887, pero Rovereto (1914) volvió a mencionarla dentro de un listado taxonómico como *Neuryurus proximus*. Castellanos (1940) no aceptó la validez de este género y lo consideró, sin dar mayores argumentos, asignable al género *Urotherium* (*U. proximum*). A su vez, Cabrera (1944), con materiales más completos, incluyó esta especie dentro de su género *Hoplophractus* Cabrera, 1939, reconociendo la especie *Hoplophractus proximus* Cabrera, 1944.

Varios años después, Ameghino (1895) reconoció la especie *Sclerocalyptus undans*, cuyo tipo, consistente en una porción lateral de coraza dorsal, se encuentra figurado por Lydekker (1894, lám. XIV, fig. 4). En esa contribución Ameghino (1895) efectuó una serie de comparaciones entre *S. undans* y un trozo de coraza figurado en su obra de 1889, que erróneamente asignó a *S. ornatus*, cuando, en realidad correspondía a *S. lineatus*. El material tipo proviene posiblemente del Pleistoceno de la localidad de Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires (Mones, 1986a).

Richter (1911), en un extenso trabajo de índole puramente descriptiva, dio a conocer dos nuevas especies (*Hoplophorus inornatus* y *Hoplophorus interstitialis*) y una nueva variedad dentro de *Hoplophorus ornatus* (*Hoplophorus ornatus* var. *rothi*). Curiosamente, y a pesar de que Ameghino (1891) había ya reemplazado el término *Hoplophorus* por *Sclerocalyptus*, el autor siguió utilizando el primero de ellos. Más allá de las amplias descripciones dadas por Richter (1911), los materiales sobre los que fundó estos nuevos taxones son sumamente fragmentarios, por lo que es prácticamente imposible hallar algún carácter diagnóstico en ellos.

Tres años después, Rovereto (1914) describió una nueva especie, que asignó a *Sclerocalyptus*, *S. planus*, a partir de un trozo antero-lateral derecho de una coraza procedente del “Araucanense” (Mioceno tardío-Plioceno temprano) del valle de Santa María, Catamarca. Si bien presentó una buena ilustración del material, la descripción efectuada fue insuficiente, ya que se limitó a un breve párrafo de cinco o seis renglones. Trabajando en la misma área geográfica, C. Ameghino (1919) dio a conocer un nuevo género y especie de Hoplophorini, *Eosclerocalyptus lilloi*, proveniente de La Hoyada, Catamarca, y de Edad “Araucanense”. Además, consideró que *Sclerocalyptus planus* y *Sclerocalyptus lineatus*, deberían, en realidad, pertenecer a *Eosclerocalyptus*, aunque nunca formalizó ni profundizó esta propuesta (C. Ameghino, 1919: 151). Previamente F. Ameghino (1891) había aludido somera y erróneamente a estos mismos restos como pertenecientes a *Hoplophorus ameghini* Moreno, 1882 (= *Phlyctaenopyga*

*ameghini* (Ameghino, 1887) y provenientes del valle del Tafi, Tucumán (Cabrera, 1944).

Seis años después, Castellanos (1925) exhumó de la margen izquierda del río Los Reartes, valle de los Reartes, Córdoba, un tubo caudal en buen estado de preservación, sobre el cual reconoció la especie *Sclerocalyptus matthewi*. De acuerdo a la paleofauna asociada, (*Toxodon ensinadensis*, *Sclerocalyptus ornatus*, *S. pseudornatus*, *Lomaphorus imperfectus*) consideró que la edad de los sedimentos portadores era Ensenadense (Castellanos, 1925). En la actualidad, los últimos trabajos bioestratigráficos demuestran que el horizonte de procedencia muestra una mezcla de fauna que en la región Pampeana posee una extensión temporal equivalente al Marplatense-Ensenadense -Plioceno tardío-Pleistoceno medio- (Marshall *et al.*, 1984; Cione y Tonni, 1995).

Cabrera (1939), trabajando sobre sedimentos mio-pliocenos del partido de Adolfo Alsina, provincia de Buenos Aires, exhumó un cráneo asociado a fragmentos de placas de la coraza y del escudete cefálico y a parte del esqueleto postcraneal que consideró como pertenecientes a un nuevo género y especie de Hoplophorini: *Hoplophractus tapinocephalus*. Pocos años después, Cabrera (1944) dio a conocer, en una extensa publicación, una gran cantidad de taxones de Glyptodontidae (muchos de ellos nuevos) “araucanenses” de la provincia de Catamarca. En esa contribución, y refiriendo nuevos materiales, incluyó a *Neuruyrus proximus* dentro de su género *Hoplophractus* Cabrera, 1939, como *Hoplophractus proximus*. Por su lado, Castellanos (1940) no aceptó la validez de este género y lo consideró, sin una adecuada fundamentación, sinónimo de *Stromaphoropsis*.

De igual manera, Cabrera (1944) llevó a cabo un estudio comparado de los materiales tipo de *Sclerocalyptus planus* y de *Eosclerocalyptus lilloi*, concluyendo que ambos taxones pertenecían a una misma especie, que por prioridad debe nominarse como *Eosclerocalyptus planus* (Rovereto), situación con la que Castellanos (1948) también se mostró en claro desacuerdo, pero sin dar tampoco mayores argumentos.

Castellanos (1948) halló y nominó un nuevo género de Hoplophorini, *Eosclerophorus paulacoutoi* Castellanos, 1948, cuyo ejemplar tipo consiste en una gran porción de coraza dorsal, la extremidad distal del tubo caudal, ambos húmeros y fémures incompletos y numerosos fragmentos del esqueleto postcraneano. Los restos fueron hallados en el Araucanense inferior (*sic*, Castellanos, 1948) del Valle de Santa María, Catamarca.

Tres años después, Castellanos (1951b) reconoció un nuevo género y especie de Hoplophorini, al que nominó, en honor a su señora madre Isolina, *Isolinia reartensis*. El material provenía de su horizonte “Brocherense” a la altura de la Estancia “La Isolina”, en la margen derecha del río Los Reartes, Córdoba (por encima de estos sedimentos, y en la margen izquierda, Castellanos (1925) había previamente hallado el tubo caudal de *Sclerocalyptus matthewi*). En la misma contribución, Castellanos (1951b) transfirió por segunda vez la especie *Sclerocalyptus cordubensis* (= *Paraglyptodon cordubensis*) a su nuevo género *Isolinia*, *I. cordubensis*. Como ya se ha mencionado, los sedimentos de donde provienen estos tres taxones (*S. matthewi*, *I. cordubensis* e *I. reartensis*) presentan una importante y evidente mezcla de fauna Marplatense-Ensenadense (Marshall *et al.*, 1984; Cione y Tonni, 1995).

Desde una perspectiva nomenclatural, Paula Couto (1957, 1965) demostró que el nombre genérico *Sclerocalyptus* (que originalmente había sido propuesto por Ameghino (1891) para reemplazar el de *Hoplophorus*) no resulta válido. Consecuentemente, propuso el nombre de *Neosclerocalyptus* para reemplazar el de *Sclerocalyptus*; sin embargo, tal iniciativa no tuvo mayor aceptación. Actualmente Zurita *et al.* (en prensa) han demostrado la validez de la propuesta de Paula Couto (1957, 1965) y revalidaron el nombre de *Neosclerocalyptus* por sobre el de *Sclerocalyptus*.

Scillato-Yané y Carlini (1998a) han dado a conocer el registro más temprano de la tribu Hoplophorini, *Eonaucum colloncurenum*, proveniente de la Formación Collón Curá (Colloncureense) de la provincia de Neuquén. Este registro apoya la hipótesis de un origen patagónico para los Hoplophorini, probablemente a partir de avanzados Propalaeohoplophorinae (Scillato-Yané y Carlini, 1998a).

El último taxón de Hoplophorini en ser reconocido es *Chacus paskoensis*, proveniente de sedimentos lujanenses de la provincia de Chaco (Zurita, 2002).

En síntesis, hasta la realización de esta tesis doctoral, los Hoplophorini restringidos al actual territorio de la República Argentina contaban con 8 géneros y alrededor de 26 especies reconocidas en diferentes circunstancias, la mayoría de ellas a partir de fragmentos de coraza y/o tubos caudales, encuadradas dentro de un contexto sistemático básicamente esencialista/tipológico.

### 1.3. OBJETIVOS

El Objetivo Principal del presente trabajo de Tesis Doctoral es realizar un estudio integral de los Hoplophorinae Hoplophorini que se conocen desde el Mioceno medio-tardío y que se extinguen en el Holoceno temprano.

En ese contexto se persiguen los siguientes Objetivos Particulares:

- 1) Aclarar el panorama sistemático: tribu, géneros y especies presentes, sinonimia y reconocimiento eventual de nuevos taxones. Para ello es necesario realizar un estudio anatómico detallado de los restos conocidos.
- 2) Analizar la evolución y filogenia de los taxones de la tribu Hoplophorini en el marco de la problemática de los Glyptodontidae de América del Sur.
- 3) Estudiar algunos aspectos paleoecológicos de los Hoplophorini en el marco de las paleocomunidades reconocidas.
- 4) Analizar la paleobiogeografía de los Hoplophorini en América del Sur y sus posibles centros de dispersión.
- 5) Analizar el valor bioestratigráfico de las especies de la tribu, de acuerdo a los esquemas estratigráficos actualizados.
- 6) Analizar el valor de las especies de la tribu como indicadores paleobiogeográficos y paleoecológicos.

## 1.4. HIPÓTESIS DE TRABAJO

### A) Sistemáticas y filogenéticas

\*Los Hoplophorini constituyen el grupo hermano del conjunto de las restantes tribus de Hoplophorinae (Palaehoplophorini, Lomaphorini, Panochthini, Plohophorini, Neuryurini y Neothoracophorini).

\*De todos los Glyptodontidae post-santacrucenses, los Hoplophorini son los que conservan caracteres más primitivos en los osteodermos, dentición y esqueleto apendicular.

\*Hoplophorus es un Hoplophorini.

### B) Bioestratigráficas

\*Los géneros y especies de Hoplophorini son buenos indicadores bioestratigráficos, desde el Mioceno medio hasta el Holoceno temprano de la Argentina.

### C) Paleobiogeográficas

\*El estudio sistemático detallado de los Hoplophorini contribuye a la determinación de ámbitos paleozoogeográficos diferenciados en el Cenozoico tardío de la Argentina y, probablemente, en el resto de América del Sur.

### D) Paleoambientales y paleoclimáticas

\* Los Hoplophorini son gliptodontes que están relacionados a ambientes áridos o semiáridos.

*“Con Ameghino aprendimos que la ciencia sólo merece ese nombre cuando supera el limitarse a la ordenación y al análisis de los hechos, para proyectarse en la interpretación generalizadora y en la síntesis conceptual de la teoría. La Paleontología de vertebrados argentina es así, desde su primera manifestación orgánica, un campo de la labor científica jerarquizado por una proyección especulativa responsable.”*

O. A. Reig.. 1961. *“La Paleontología de Vertebrados en la Argentina”*.

## 2. MATERIALES Y METODOS

### 2.1. PROCEDENCIA GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA DE LOS EJEMPLARES ESTUDIADOS

#### *Eosclerocalyptus tapinocephalus* (Cabrera, 1939)

**MLP 37-III-7-7 (holotipo)**, cráneo en buen estado de preservación, pero con los procesos descendentes de los maxilares rotos en su tercio inferior; fragmento de hemimandíbula izquierda con los molariformes m7 y m8; mitad izquierda del atlas; fragmento distal del húmero derecho y fragmento de la cintura pélvica; parte distal de la tibio-fíbula derecha; astrágalo y calcáneo del mismo lado; metatarsianos primero a cuarto derechos y cuarto izquierdo; placas del escudete cefálico y de la coraza dorsal aisladas. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Laguna de los Paraguayos, Partido de Adolfo Alsina, provincia de Buenos Aires. Mioceno tardío (Huayqueriense; “Formación Epecuén”).

**PV-UNS 260**, cráneo en mal estado de preservación y comprimido lateralmente, con el arco cigomático derecho ausente; atlas; coraza dorsal en estado fragmentario y numerosas placas disociadas; tubo caudal con el último anillo articulado y fragmentos de otros; fémur derecho completo en tanto que el izquierdo no preserva la epífisis distal ni el trocánter mayor; mitad distal del húmero izquierdo, fragmentos del derecho y falanges. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Berraondo, provincia de Buenos Aires. Huayqueriense.



***Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891)**

**MLP 16-129 (holotipo)**, parte de cráneo que conserva toda la parte frontal y nasal izquierda, la mitad anterior del nasal derecho y gran parte de los dos maxilares, con los dientes rotos a nivel alveolar. Hemimandíbula izquierda casi completa; falta la parte más anterior de la sínfisis y la parte más alta de la rama ascendente (apófisis coronoides y cóndilo). **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Bajo de Andahuala, Departamento de Santa María, Catamarca, Argentina. “Araucanense”, Mioceno tardío-Plioceno temprano.

**MLP 39-IV-25-1**, parte anterior del cráneo conservando ambos maxilares y los molariformes M3-M8. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Tiopunco, Tucumán, “Araucanense”.

**MLP 29-X-10-24**, distintas porciones de coraza y gran parte de un escudete cefálico. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Puerta de Corral Quemado, Catamarca. “Araucanense”.

**MLP 31-XI-12-19**, cráneo casi completo, sin ambos arcos cigomáticos, coraza dorsal parcialmente completa y numerosos fragmentos de placas. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Puerta de Corral Quemado, Catamarca. “Araucanense”.

**MLP 16-140**, parte de hemimandíbula derecha con los molariformes m4-m8. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Bajo de Andahuala, Santa María, Catamarca. “Araucanense”.

**MLP 28-X-8-6**, mitad derecha de coraza dorsal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Puerta de Corral Quemado, Catamarca, “Araucanense”.

**MLP 29-X-10-32**, mitad distal de tubo caudal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Puerta de Corral Quemado, Catamarca, “Araucanense”.

**MACN 16516**, tubo caudal completo. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Catamarca, “Araucanense”.

**MACN 4853 (holotipo de *Eosclerocalyptus lilloi*)**, cráneo sin mandíbula, algunas vértebras caudales, coraza dorsal y tubo caudal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** La Hoyada, Catamarca. “Araucanense”.

**MACN 2939 (holotipo de “*Sclerocalyptus*” *planus*)**, fragmento de la región escapular derecha de una coraza dorsal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Valle de Santa María, Catamarca, “Araucanense”.

**MACN 16531**, parte latero-anterior de coraza dorsal de un individuo juvenil. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Catamarca. “Araucanense”.

**MACN 5013**, fragmento latero-anterior de coraza dorsal de un individuo juvenil. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Valle de Santa María, Catamarca. “Araucanense”.

**CC 703**, cráneo, cuerpo mandibular derecho, escudete cefálico, parte de la pelvis y numerosas placas. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Valle del Yocavil, Tucumán. “Araucanense”.

**CC 609**, parte del fémur derecho, tibia, peroné, huesos del pie y fragmentos de placas. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Loma Alta, Valle del Yocavil, Catamarca. “Araucanense”.

**CC 676 (holotipo de *Eosclerophorus paulacoutoi*)**, fragmentos de la cintura escapular, ambos fémures y húmeros incompletos, falanges, vértebras, dos calcáneos incompletos y otros restos inidentificables, gran parte de una coraza dorsal, placas del escudete cefálico, parte distal del tubo caudal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Andalhuala del Bajo, Valle del Yocavil, Catamarca. “Araucanense”.

**CC 677**, coraza y parte de la pelvis fusionada, hemimandíbula izquierda, atlas y fragmentos de anillos caudales. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Valle del Yocavil (entre Yasyamayo y Tiopunco), Catamarca. “Araucanense”.

**CC 480**, parte anterior de cráneo de un individuo juvenil con los molariformes M1-M 6 y fragmentos de placas. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Catamarca. “Araucanense”.

**CC 640**, gran parte lateral de coraza y numerosas placas sueltas. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Valle del Yocavil, entre Yasyamayo y Tiopunco, Tucumán. “Araucanense”.

**FMNH 14522**, tubo caudal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Puerta de Corral Quemado, Catamarca. Unidad 23 de Marshall y Patterson (1981).

**FMNH 14367**, coraza dorsal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Loma Rica, Catamarca. Unidad 17 de Marshall y Patterson (1981).

**FMNH 14501**, cráneo, pelvis, porciones de los anillos caudales y de la coraza dorsal y tubo caudal, húmero, fémur y huesos de los pies. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Puerta de Corral Quemado, Catamarca. Unidad 24 de Marshall y Patterson (1981).

**LIL-PZ 375**, cráneo, coraza dorsal y tubo caudal completos. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Loma Rica, Valle de Santa María, Catamarca. “Araucanense”.

**LIL-PZ 3252**, rama mandibular izquierda con parte de la rama ascendente rota. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Valle del Cajón, Catamarca. “Araucanense”.

***Eosclerocalyptus lineatus* (Ameghino, 1888)**

**MACN 1150 (calcotipo)**, fragmento de coraza. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Monte Hermoso, Buenos Aires. Montehermosense (Fm. Monte Hermoso; Mioceno tardío-Plioceno temprano).

**MACN 1147 (calco)**, fragmento de coraza. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Monte Hermoso, Buenos Aires. Montehermosense (Fm. Monte Hermoso).

**FM-05-266**, cuatro vértebras caudales, dos fragmentos de arcos hemales y uno del sacro; partes fragmentarias de la cinturas pélvica y dos fragmentos craneanos; coraza dorsal y numerosos fragmentos de placas. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Farola Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires. Mioceno tardío-Plioceno temprano (Montehermosense).

***Neosclerocalyptus pseudornatus* (Ameghino, 1889)**

**MACN 1233 (lectotipo)**, fragmento de coraza dorsal compuesto de 13 placas. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** “Toscas” del Río de La Plata, Ciudad de Buenos Aires, Argentina. Formación Ensenada, Ensenadense.

**MACN 13084 (paralectotipo)**, mitad distal de tubo caudal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** “Toscas” del Río de La Plata, Ciudad de Buenos Aires, Argentina. Formación Ensenada, Ensenadense.

**CC 20**, tubo caudal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** “Toscas” del Río de La Plata, Buenos Aires. Formación Ensenada, Ensenadense.

**CC 107**, cráneo completo. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** “Toscas” del Río de La Plata, Buenos Aires. Formación Ensenada, Ensenadense.

**CC 21** tubo caudal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** “Toscas” del Río de La Plata, Buenos Aires. Formación Ensenada, Ensenadense.

**CC 167**, mitad lateral derecha de una coraza dorsal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** “Toscas” del Río de La Plata, Buenos Aires. Formación Ensenada, Ensenadense.

**MMP 234**, mitad derecha de un cráneo. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Mar del Plata, Buenos Aires. Formación Miramar, Ensenadense.

**MACN 8579**, cráneo completo. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** “Toscas” del Río de La Plata, Buenos Aires. Formación Ensenada, Ensenadense.

**MACN 8773**, cráneo completo. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** “Toscas” del Río de La Plata, Buenos Aires. Formación Ensenada, Ensenadense.

**MACN 2936**, fémur izquierdo. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** “Toscas” del Río de La Plata, Olivos, Buenos Aires. Formación Ensenada, Ensenadense.

**MACN 8676**, fémur derecho. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** “Toscas” del Río de La Plata, Olivos, Buenos Aires. Formación Ensenada, Ensenadense.

**MACN 5858**, hemimandíbula derecha. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** “Toscas” del Río de La Plata, Buenos Aires. Formación Ensenada, Ensenadense.

**MACN 2262**, hemimandíbula derecha. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** “Toscas” del Río de La Plata, Olivos, Buenos Aires. Formación Ensenada, Ensenadense.

**MACN 5007**, tubo caudal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** “Toscas” del Río de La Plata, Olivos, Buenos Aires. Formación Ensenada, Ensenadense.

**MACN 1798**, tubo caudal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** “Toscas” del Río de La Plata, Buenos Aires. Formación Ensenada, Ensenadense.

**MACN 5028**, tubo caudal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** “Toscas” del Río de La Plata, Olivos, Buenos Aires. Formación Ensenada, Ensenadense.

**MACN 7075**, tubo caudal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** “Toscas” del Río de La Plata, Buenos Aires. Formación Ensenada, Ensenadense.

**MACN 12543**, porción de coraza. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** “Toscas” del Río de La Plata, Olivos, Buenos Aires. Formación Ensenada, Ensenadense.

**MACN 1930**, gran parte de un húmero derecho. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** “Toscas” del Río de La Plata, Olivos, Buenos Aires. Formación Ensenada, Ensenadense.

**MACN 1966**, rama mandibular derecha. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** “Toscas” del Río de La Plata, Olivos, Buenos Aires. Formación Ensenada, Ensenadense.

**MACN 1989**, húmero izquierdo. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** “Toscas” del Río de La Plata, Olivos, Buenos Aires. Formación Ensenada, Ensenadense.

**MACN 2209**, radio izquierdo. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** “Toscas” del Río de La Plata, Olivos, Buenos Aires. Formación Ensenada, Ensenadense.

**MACN 2014**, radio izquierdo. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** “Toscas” del Río de La Plata, Olivos, Buenos Aires. Formación Ensenada, Ensenadense.

**MACN 2018**, radio izquierdo. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** “Toscas” del Río de La Plata, Olivos, Buenos Aires. Formación Ensenada, Ensenadense.

**MACN 2262**, rama mandibular. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** “Toscas” del Río de La Plata, Buenos Aires. Formación Ensenada, Ensenadense.

**MACN 2332**, mitad distal de un fémur izquierdo. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** “Toscas” del Río de La Plata, Olivos, Buenos Aires. Formación Ensenada, Ensenadense.

**MACN 2273**, tibio-fíbula derecha. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** “Toscas” del Río de La Plata, Olivos, Buenos Aires. Formación Ensenada, Ensenadense.

**MACN 2276**, mitad distal de un tubo caudal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** “Toscas” del Río de La Plata, Buenos Aires. Formación Ensenada, Ensenadense.

**MACN 1793**, porción proximal de cúbito izquierdo. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** “Toscas” del Río de La Plata, Olivos, Buenos Aires. Formación Ensenada, Ensenadense.

**MACN 2019**, mitad distal de húmero izquierdo. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** “Toscas” del Río de La Plata, Olivos, Buenos Aires. Formación Ensenada, Ensenadense.

**MACN 2316**, porción proximal de cúbito derecho. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** “Toscas” del Río de La Plata, Olivos, Buenos Aires. Formación Ensenada, Ensenadense.

**MACN 2272**, tibia-fíbula derecha. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** “Toscas” del Río de La Plata, Olivos, Buenos Aires. Formación Ensenada, Ensenadense.

**MACN 1836**, tubo caudal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** “Toscas” del Río de La Plata, Olivos, Buenos Aires. Formación Ensenada, Ensenadense.

**MACN 2232**, mitad distal de fémur izquierdo. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** “Toscas” del Río de La Plata, Buenos Aires. Formación Ensenada, Ensenadense.

**MACN 2076**, mitad distal de fémur izquierdo. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** “Toscas” del Río de La Plata, Buenos Aires. Formación Ensenada, Ensenadense.

**MACN 17689**, fémur derecho. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** “Toscas” del Río de La Plata, Anchorena, Buenos Aires. Formación Ensenada, Ensenadense.

**MLP 16-144**, mitad distal de tubo caudal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** “Toscas” del Río de La Plata, Buenos Aires. Formación Ensenada, Ensenadense.

***Neosclerocalyptus ornatus* (Owen, 1845)**

**RCS 3606** (ex **RCS 554**) (**holotipo**), cuatro o cinco placas de la coraza dorsal.

**Procedencia geográfica y estratigráfica:** Cerca del Río Matanzas, aproximadamente 32 km al sur de la Ciudad de Buenos Aires, Argentina. Pleistoceno.

**MLP 16-28** (**neotipo**), esqueleto y coraza dorsal completos (figurado por Lydekker, 1894; láms. XI, XII y XIII). **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Mar del Plata, provincia de Buenos Aires. Fm. Miramar, Ensenadense.

**MMP 4300**, coraza dorsal completa y tubo caudal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Mar del Plata, provincia de Buenos Aires. Fm. Miramar, Ensenadense.

**MACN 8091**, cráneo comprimido dorsoventralmente. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Mar del Plata, provincia de Buenos Aires. Fm. Miramar, Ensenadense.

**CC 656**, cráneo, mandíbula y escudete cefálico. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Granadero Baigorria, Santa Fe. Ensenadense, (Fm. Rosario?)

**MACN 11948**, rama mandibular. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Arroyo Camet, Mar del Plata. Fm. Miramar, Ensenadense.

**MSP 12**, coraza dorsal casi completa, anillos caudales y tubo caudal completos y parte posterior muy fragmentaria de cráneo con la porción del escudete cefálico correspondiente. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** San Pedro, Buenos Aires. Ensenadense.

***Neosclerocalyptus gouldi* n. sp.**

**MCA 2010** (**holotipo**), cráneo, mandíbula y escudete cefálico, húmero derecho y fragmento de coraza dorsal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Intersección entre Ruta n° 41 y camino de tierra hacia la localidad de San Andrés de Giles, Buenos Aires. Formación Buenos Aires, Bonaerense.

**MACN 15133**, cráneo, mandíbula y escudete cefálico parcialmente reconstruidos y mandíbula. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Buenos Aires. Pleistoceno.

***Neosclerocalyptus paskoensis* (Zurita, 2002)**

**Ctes-PZ 5879** (**holotipo**), gran parte del cráneo y mandíbula; tubo caudal; mano completa, radio, cúbito y fémur, todos pertenecientes al lado derecho; mitad derecha de la

coraza dorsal y del escudete cefálico. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Avia Terai, Chaco. Formación Urundel?, Lujanense.

**MACN 18107**, cráneo y mandíbula completas, atlas; fragmentos de coraza dorsal, del escudete cefálico y de los anillos caudales; miembros anterior y posterior izquierdos completos. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Carhué, Buenos Aires. Formación Aurora?, Lujanense.

**MACN 14687**, mandíbula sin ambas ramas ascendentes. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Santa Rosa, La Pampa. Lujanense.

**MSP 33**, cráneo roto a nivel de los senos fronto-nasales, mitad posterior de hemandíbula izquierda con la rama ascendente y gran parte de una coraza dorsal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** San Pedro, Buenos Aires. Formación La Postrera, Lujanense.

**MMP 4301**, coraza dorsal completa. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Mar del Plata, Buenos Aires. Formación Lobería, Lujanense.

**AGM 002**, cráneo, mandíbula y escudete cefálico; parte lateral derecha e izquierda de la coraza dorsal, fragmentos de los anillos y tubo caudal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** San Francisco, Córdoba. Lujanense.

**AGM 007**, hemandíbula izquierda, tubo caudal, vértebras, escápula, húmero y fragmentos de coraza dorsal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** San Francisco, Córdoba. Lujanense.

**AGM 006**, cráneo, parte de la coraza dorsal, de la escápula y del tubo caudal de un individuo juvenil. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** San Francisco, Córdoba. Lujanense.

**MBM-PV 112**, cráneo y mandíbula parcialmente reconstruidos, atlas, escudete cefálico, tubo caudal y coraza dorsal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Ciudad de Córdoba, Córdoba. Formación Río Primero?, Lujanense.

**CORD-PZ 1734**, cráneo con el escudete cefálico asociado, mandíbula y numerosos fragmentos de placas de la coraza dorsal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Despeñaderos, Córdoba. Lujanense.

**MBM-PV 113**, coraza dorsal parcialmente deformada. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Ciudad de Córdoba, Córdoba. Formación Río Primero?, Lujanense.

**MHM 04**, cráneo parcialmente completo con el escudete cefálico asociado. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Arroyito, Córdoba. Lujanense.

**MCNL 6.4**, coraza dorsal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Lobería, Buenos Aires. Formación Luján, Lujanense.

**MCNL, 6.2** coraza dorsal con parte de la región lateral faltante. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Centinela del Mar, Buenos Aires. Formación Luján, Lujanense.

**MCNL, 6.3** coraza dorsal con parte de la región lateral faltante. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Lobería, Buenos Aires. Luján, Lujanense.

**LIL-PZ 4630**, coraza dorsal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Tañi Viejo, Tucumán. Formación Tucumán?, Lujanense.

**PV-UNS 141b**, cráneo con parte de los senos fronto-nasales faltantes y hemimandíbula derecha. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Bahía Blanca, Buenos Aires. Lujanense.

**LIL-PZ 4500**, coraza dorsal un poco deteriorada asociada a tres anillos y un tubo caudal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Ciudad de Tucumán, Tucumán. Formación Tucumán?, Lujanense.

**MMP 540-M**, cráneo con los senos fronto-nasales faltantes y hemimandíbula izquierda. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Carhué, Buenos Aires. Formación Aurora?, Lujanense.

**MMP 292-S**, cráneo incompleto. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Mar del Plata, Buenos Aires. Lujanense

**CC 901**, cráneo incompleto, hemimandíbula derecha y coraza dorsal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Puerto San Martín, Santa Fe. Formación Tezanos Pinto?, Lujanense.

**FCS 99-XIII-16-1**, cráneo con los senos fronto-nasales ausentes y fragmentos de coraza dorsal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Coronel Suárez, Buenos Aires. Formación Luján, Lujanense

**FCS 99-XI-15-1**, hemimandíbula derecha, fragmento de escudete cefálico y coraza dorsal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Centinela del Mar, Buenos Aires. Formación Luján, Lujanense.

**FCS 99-XI-15-2**, coraza dorsal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Centinela del Mar, Buenos Aires. Formación Luján, Lujanense.

**Ctes-PZ 5878**, parte central de una coraza dorsal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Avia Terai, Chaco. Formación Urundel?, Lujanense.

**Ctes-PZ 5877**, coraza dorsal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Avia Terai, Chaco. Formación Urundel?, Lujanense.



**Ctes-PZ 1677**, mitad izquierda de cráneo en mal estado de preservación. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Arroyo Toropí, Bella Vista, Corrientes. Formación Toropí, Lujanense.

**MRFA 1009**, cráneo completo y escudete cefálico, hemimandíbula izquierda y numerosos fragmentos de coraza dorsal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Río III, Córdoba. Lujanense.

***Hoplophorus euphractus* Lund, 1839**

**ZMK (extraviado) (holotipo)**, fragmento lateral de coraza dorsal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Lagoa Santa, Estado de Minas Gerais, Brasil. Pleistoceno tardío.

**MCBMG 05/05, 05/40; 05/11, 05/02; 05/01, 05/09, 05/26, 05/38, 05/08, 05/31, 05/03**, fragmentos de placas de la coraza dorsal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Minas Gerais, Brasil. Pleistoceno tardío.

**MCBMG 001, 002**, vértebras caudales parcialmente completas. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Minas Gerais, Brasil. Pleistoceno tardío.

**UFMG 1235**, cráneo, coraza dorsal, esqueleto apendicular, numerosos fragmentos de anillos caudales y tubo caudal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Minas Gerais, Brasil. Pleistoceno tardío.

***Plohophorus figuratus* Ameghino, 1887**

**MLP 16-153 (holotipo)**, cráneo, mandíbula y coraza dorsal. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Farola Monte Hermoso, Buenos Aires. Formación Monte Hermoso, Montehermosense (Mioceno tardío-Plioceno temprano).

***Propalaeohoplophorus australis* Ameghino, 1887**

**MLP 16-15**, esqueleto completo (figurado en Lydekker, 1894, láms. XXXI y XXXII). **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Provincia de Santa Cruz. Santacruzense (Mioceno medio).

**MLP 91-II-25-6**, coraza dorsal y esqueleto apendicular. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Río Jeineneni, Santa Cruz. Formación Río Jeineneni (Colhuehuapense).

***Cochlops muricatus* Ameghino, 1889**

**PMYU 15331** (tomado de Scott, 1903-1904), cráneo parcialmente completo.

***Eucinepeltus complicatus* Brown, 1903**

**AMNH 9248 (holotipo)**, cráneo y escudete cefálico. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Estancia Felton, Río Gallegos, Santa Cruz. Santacrucense (Mioceno medio).

**2.2. ABREVIATURAS**

Las siguientes abreviaturas corresponden a las colecciones revisadas en el presente estudio.

**ARGENTINA****Ciudad de Buenos Aires**

- 1) **MACN:** Sección Paleontología Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”.

**Provincia de Buenos Aires**

- 2) **MLP:** División Paleontología Vertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.
- 3) **MCNL:** Museo de Ciencias Naturales de Lobería “Gesué Pedro Noseda”.
- 4) **MMP:** Museo Municipal de Ciencias Naturales del Mar del Plata “Lorenzo Scaglia”.
- 5) **MCA:** Museo de Ciencias Naturales “Carlos Ameghino”, Mercedes.
- 6) **MSP:** Museo Paleontológico Municipal “Fray Manuel de Torres”, San Pedro.
- 7) **FCS:** Facultad de Ciencias Sociales, Universidad Nacional del Centro, Olavarria.
- 8) **PV-UNS:** Colección Paleontológica de la Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.
- 9) **FM:** Museo Municipal "Carlos Darwin", Punta Alta.

**Provincia del Chaco**

**10) MCNR:** Museo de Ciencias Naturales de Resistencia “Augusto Schulz”, Resistencia.

### **Provincia de Córdoba**

**11) MBM-PV:** Museo Provincial de Ciencias Naturales “Bartolomé Mitre”, Ciudad de Córdoba.

**12) AGM:** Archivo Gráfico y Museo Histórico de San Francisco y la Región, San Francisco.

**13) MHM:** Museo Histórico Municipal de Arroyito, Arroyito.

**14) MRFA:** Museo Regional Florentino Ameghino, Río III.

**15) CORD-PZ:** Córdoba-Paleozoología. Museo de Paleontología de la Universidad Nacional de Córdoba.

### **Provincia de Corrientes**

**16) Ctes-PZ:** Paleozoología Corrientes, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes.

### **Provincia de Entre Ríos**

**17) MPCNP:** Museo Provincial de Ciencias Naturales de Paraná, Paraná.

### **Provincia de Santa Fe**

**18) CC:** Museo Universitario “Florentino y Carlos Ameghino”, Universidad Nacional de Rosario (ex Instituto de Fisiografía y Geología “Alfredo Castellanos”), Rosario.

### **Provincia de Santiago del Estero**

**19) MP:** Museo Paleoantropológico “Rincón de Atacama”, Termas de Río Hondo.

### **Provincia de Tucumán**

**20) LIL-PZ:** Paleontología Vertebrados Lillo, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto “Miguel Lillo”. Universidad Nacional de Tucumán, San Miguel de Tucumán.

## **BOLIVIA**

**21) MNPA:** Museo Nacional de Paleontología y Antropología. Tarija.

## **BRASIL**

**22) MCBMG:** Coleção de Paleontologia do Museu de Ciencias Biológicas da Pontifia Universidade Católica de Minas Gerais, Belo Horizonte.

**23) UFMG:** Museo de la Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.

## **ESTADOS UNIDOS DE AMERICA**

**24) FMNH:** Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois.

**25) PMYU:** Peabody Museum, Yale University, New Haven.

## **DINAMARCA**

**26) ZMK:** Zoologik Museum, Colección Peter W. Lund, Kjöbenhavn, Dinamarca.

## **POLONIA**

**27) DPUW:** Department of Paleontology, Institute of Zoology, University of Wroclaw.

## **URUGUAY**

**28) MNHMN:** Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo.

## **OTRAS**

**GIBA:** Gran Intercambio Biótico Americano.

**ICZN:** INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE. 1999. International Code of Zoological Nomenclature adopted by the XX General Assembly of the International Union of Biological Sciences. 1-306. International Trust for Zoological Nomenclature, London.

**Ma:** *Mega-annum*, millones de años.

**Ca.** *circa*, alrededor de...

### 2.3. DESARROLLO DE LA METODOLOGÍA

Todos los valores incluidos en cuadros y tablas se expresan en milímetros (mm), con un rango de error de 0,5 mm. Para aquellas medidas menores a 150 mm, se utilizó un calibre manual “Vernier”; para aquellas que superaron este valor, se empleó un compás de espesor de uso antropológico. La terminología osteológica proviene fundamentalmente de las contribuciones de Ameghino (1889), Castellanos (1953), Paula Couto (1957) y Gillette y Ray (1891). Las tablas de las medidas corresponden a los ejemplares de cada especie en mejor estado de preservación y con buena procedencia estratigráfica y geográfica. Estas tablas por lo tanto suman los ejemplares más completos de cada taxón utilizados en este estudio. Cada especie de Glyptodontidae Hoplophorini reconocida y descripta en este estudio fue comparada con otros integrantes de la tribu y de la subfamilia, con el objeto de reforzar las identificaciones sistemáticas efectuadas. De este modo se estableció un marco adecuado para la discusión de las relaciones filogenéticas entre los Hoplophorini y de éstos con los Propalaehoplophorinae, posibles ancestros estructurales.

Los aspectos nomenclaturales analizados y las conclusiones a las que se arribó siguieron las normas adoptadas por la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica, en el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, 4ª edición (1999), y es congruente con las propuestas taxonómicas de Paula Couto (1957, 1965) y Zurita *et al.* (en prensa). Sintéticamente, esta situación se vio reflejada en la sustitución de los nombres Sclerocalyptinae Ameghino, 1895, Sclerocalyptini Ameghino, 1895 y *Sclerocalyptus* (= *Hoplophorus* Lund, 1839) Ameghino, 1891 por los de Hoplophorinae Huxley, 1864, Hoplophorini Huxley, 1864 y *Neosclerocalyptus* Paula Couto, 1957, respectivamente. Por otro lado, el nombre genérico de *Hoplophorus* Lund, 1839 (durante mucho tiempo utilizado como sinónimo de *Sclerocalyptus*) es válido y corresponde a *H. euphractus* Lund, 1839 y *H. echazui* Hoffstetter, 1964. Los detalles de estos análisis se encuentran en el capítulo 3.1. (Aspectos Nomenclaturales).

Los esquemas cronológicos y bioestratigráficos utilizados en esta contribución corresponden a aquellos de Cione y Tonni (1995, 1999 y 2005).

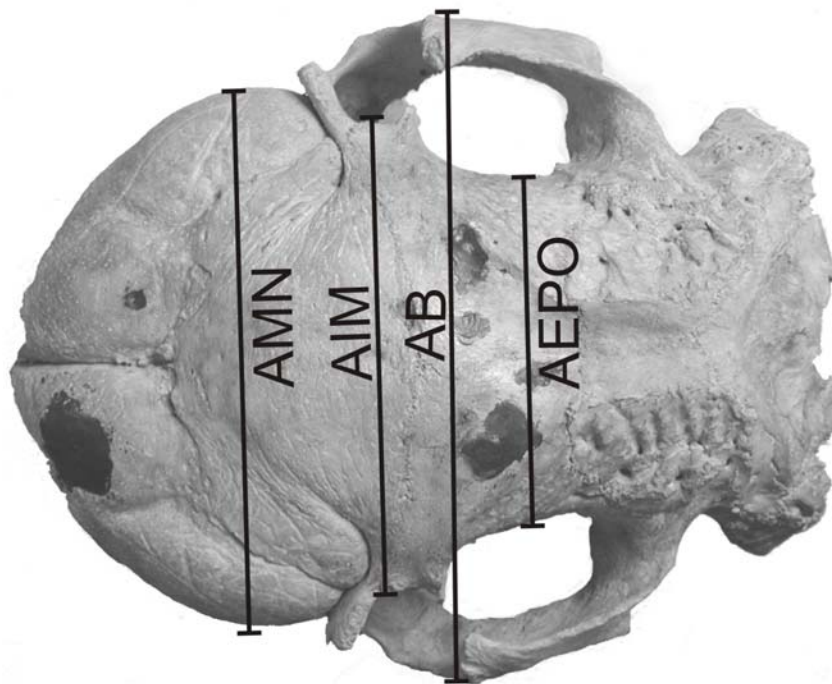
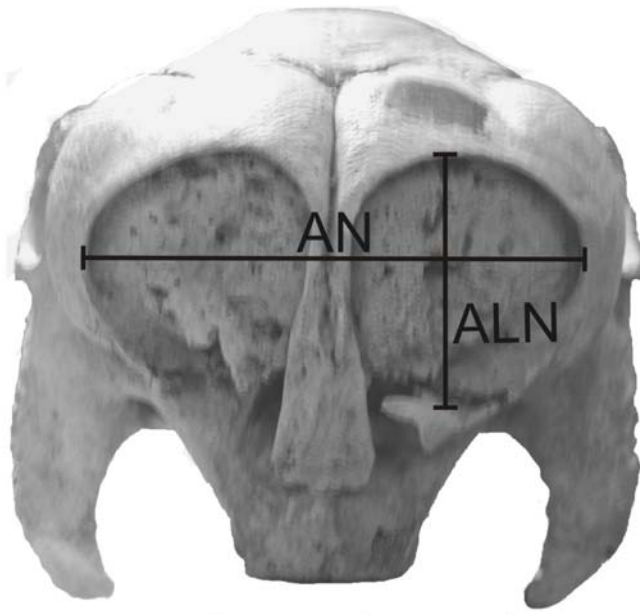
La metodología aplicada en el análisis cladístico se encuentra detallada en el capítulo 4.3. (Descripción del análisis).

## 2.4. MEDIDAS E INDICES UTILIZADOS

La descripción de las medidas es como sigue:

### a) Craneanas

1. Longitud máxima: distancia extremo anterior de los nasales/borde superior del foramen *magnum*, tomado sobre el plano sagital (**LM**).
2. Ancho máximo de los nasales (**AMN**).
3. Ancho interorbitario mínimo (**AIM**).
4. Ancho estrechamiento postorbitario (**AEPO**).
5. Ancho máximo bicigomático (**AB**).
6. Altura del cráneo a nivel del a) M1; b) M4-5; c) M8 (**AC**).
7. Altura máxima de las narinas (**ALN**).
8. Ancho máximo de las narinas (**AN**).
9. Longitud máxima del paladar óseo: distancia extremo anterior de los premaxilares/extremo posterior del palatino (**LP**).
10. Ancho máximo del paladar a nivel del a) M1; b) M4; c) M8 (**AP**).
11. Longitud máxima de la serie dentaria: distancia extremo anterior del M1/extremo posterior del M8 (**LSD**).
12. Largo y ancho (a nivel del lóbulo medio) de los molariformes (**LAM**).



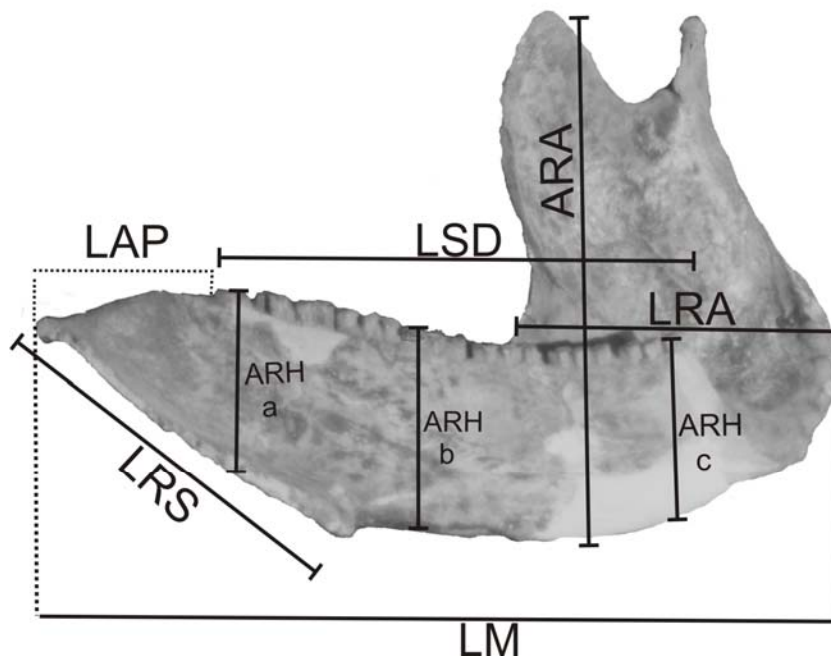


### b) Mandibulares

1. Longitud máxima (tomado a nivel alveolar): distancia extremo anterior de la sínfisis-borde posterior de la rama ascendente (**LM**).

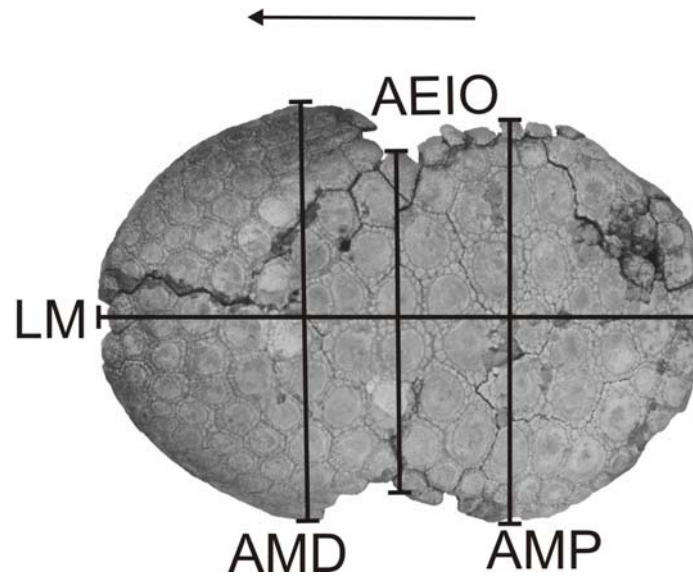


2. Longitud de la región sinfisiaria (siguiendo la sutura sinfisiaria) (**LRS**).
3. Longitud del área predentada de la sínfisis mandibular (tomado a nivel alveolar): distancia extremo anterior de la sínfisis/borde anterior del m1 (**LAP**).
4. Altura de la rama horizontal a nivel del lóbulo medio de: a) M1; b) M4-5; c) M8 (**ARH**).
5. Largo de la rama ascendente a nivel alveolar (**LRA**).
6. Altura de la rama ascendente: distancia borde superior del proceso coronoide a través del límite m7-m6 hasta el borde inferior de la rama horizontal (**ARA**).
7. Longitud de la serie dentaria: distancia extremo anterior del m1/borde posterior del tercer lóbulo del m8 (**LSD**).
8. Largo y ancho (a nivel del lóbulo medio) de los molariformes (**LAM**).



### c) Escudete cefálico

1. Largo máximo sobre el plano sagital (**LM**).
2. Ancho máximo de la mitad proximal (**AMP**).
3. Ancho máximo de la mitad distal (**AMD**).
4. Ancho mínimo del estrechamiento interorbitario (**AEIO**).

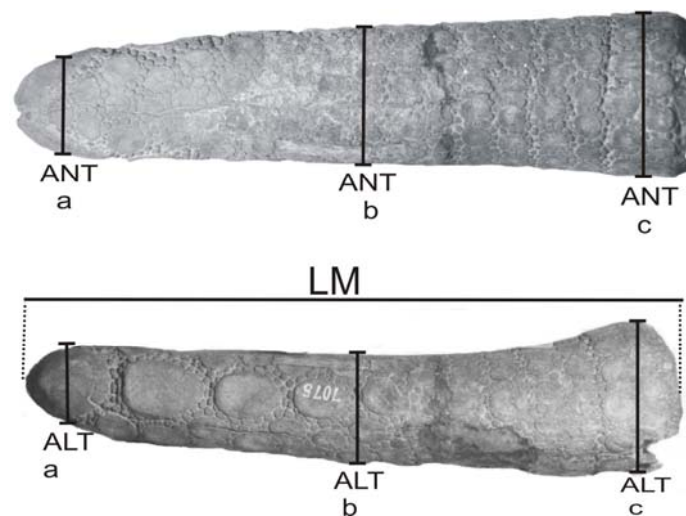


#### d) Coraza dorsal

1. Longitud máxima: distancia escotadura cefálica/escotadura caudal a través del arco anteroposterior de circunferencia del dorso sobre el plano sagital (LM).
2. Número de hileras transversales de placas en los márgenes (NHT).

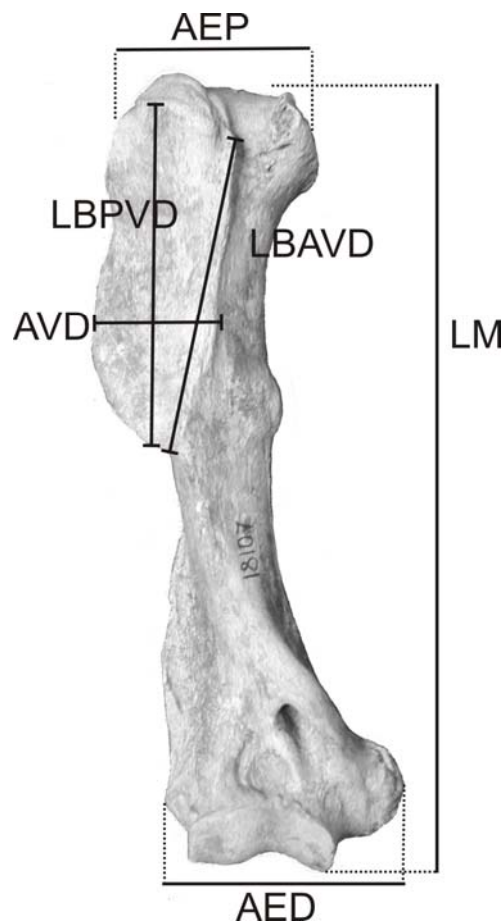
#### e) Tubo caudal

1. Longitud máxima (LM).
2. Ancho del tubo a nivel a) distal; b) medio; c) proximal (ANT).
3. Altura del tubo a nivel a) distal; b) medio; c) proximal (ALT).
4. Número de figuras laterales: a) derecho; b) izquierdo (NFL).



### f) Húmero

1. Longitud máxima: distancia superficie articular proximal de la cabeza humeral/extremidad distal de la faceta troclear (**LM**).
2. Ancho máximo de la “V” deltoidea (**AVD**).
3. Longitud del borde anterior de la “V” deltoidea (**LBAVD**).
4. Longitud del borde posterior de la “V” deltoidea (**LBPVD**).
5. Ancho máximo de la epífisis distal: distancia epitroclea/epicóndilo (**AED**).
6. Ancho máximo de la epífisis proximal (**AEP**):
7. Diámetro antero-posterior máximo de la superficie articular de la cabeza humeral (**DAPCH**).
8. Diámetro transverso máximo de la superficie articular de la cabeza humeral (**DTCH**).



**g) Radio**

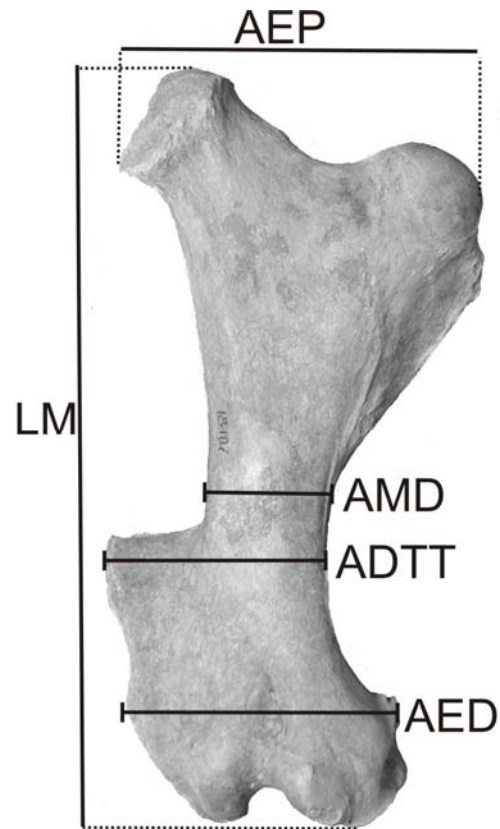
1. Longitud máxima: distancia extremidad próximo-lateral/extremidad distal del proceso estiloides (**LM**).

**h) Ulna**

1. Longitud próximo-distal máxima (**LPDM**).

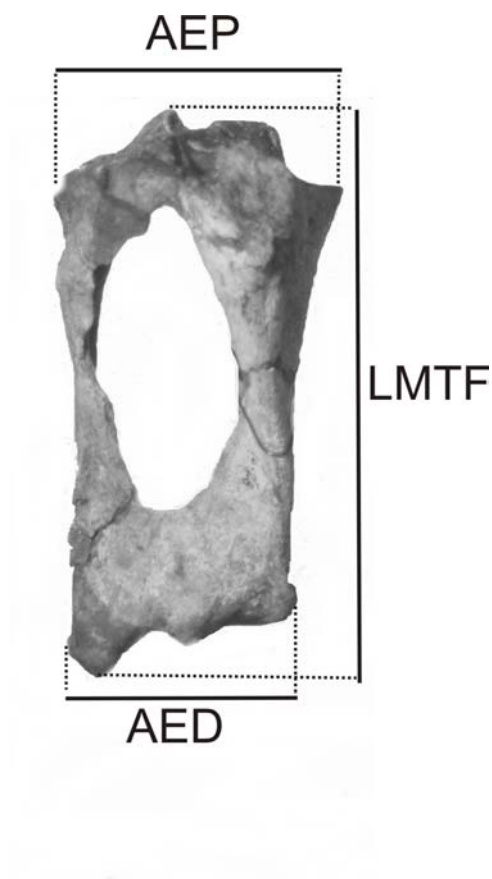
**i) Fémur**

1. Longitud máxima (**LM**): distancia borde superior del tercer trocánter/cóndilo interno.
2. Ancho máximo de la epífisis proximal: distancia borde interno de la cabeza articular/ borde latero-externo del trocánter mayor (**AEP**).
3. Ancho máximo de la epífisis distal: cóndilo interno-cóndilo externo (**AED**).
4. Ancho mínimo de la diáfisis (inmediatamente por arriba del tercer trocánter) (**AMD**).
5. Diámetro antero-posterior mínimo de la diáfisis (inmediatamente por arriba del tercer trocánter) (**DAPMD**).
6. Ancho de la diáfisis (a nivel medio del tercer trocánter) (**ADTT**).



#### j) Tibio-fíbula

1. Longitud máxima de la tibia: distancia margen posterior de la faceta articular proximal/maléolo interno (**LMT**).
2. Longitud máxima de la fíbula: distancia extremo superior de la epífisis proximal/maléolo externo (**LMF**).
3. Ancho máximo de la epífisis proximal: distancia tuberosidad interna de tibia/ apófisis estiloides de la fíbula (**AEP**).
4. Ancho máximo de la epífisis proximal tibio-fibular: distancia maléolo interno de la tibia/borde externo del maléolo de la fíbula (**AED**)



Los índices utilizados son los siguientes:

**a) Craneanos**

1. **Índice de hipsodoncia inferido maxilar:** expresado como la relación entre el promedio de la altura del M6, M7 y M8 sobre la longitud total máxima de la serie dentaria superior. Dado que, como en la mayoría de los ejemplares resultó imposible medir la altura de los molariformes superiores, se ha procedido a medir la altura de la pared maxilar a nivel del M8-M6, como una magnitud aproximada de la altura total efectiva de los molariformes. Instrumentalmente, se trazó un plano horizontal tangente al punto más externo e inferior de la porción escamosa del arco cigomático, y paralelo al plano palatal. La intersección entre este plano horizontal y la pared maxilar representa la base del diente a los efectos de las mediciones. Aunque esto no implica una medida exacta de la altura de los molariformes, la observación de algunos ejemplares en donde, por problemas de preservación, es posible visualizar el extremo superior de los dientes, permite sostener que ambas estructuras (altura total de los molariformes y altura de la pared alveolar de los maxilares) son casi totalmente coincidentes (**X M6-M8/LSD**).

2. **Sección del M1:** expresado como la relación entre el largo sobre el ancho del M1 ( $LM1/AM1$ ).
3. **Contorno del foramen *magnum*:** expresado como la relación entre su diámetro sagital sobre su diámetro transversal ( $DS/DT$ ).
4. **Diámetro transversal del área ubicada por delante de la porción yugal del proceso descendente/longitud total del cráneo (LM):** expresa la relación existente entre la longitud total del cráneo sobre la expansión lateral del área rostral.

**b) Mandibulares**

1. **Índice de robustez de la rama ascendente:** expresado como la relación entre su longitud antero-posterior máxima (tomada a nivel alveolar) y su altura máxima ( $LRA/ARA$ ).
2. **Relación longitud antero-posterior máxima de la rama ascendente / longitud antero-posterior máxima de la mandíbula ( $LRA/LM$ ):** expresado como la relación entre la longitud antero-posterior de la rama ascendente y la máxima longitud mandibular.

*“Like all language, zoological nomenclature reflects the history of those who have produced it, and is the result of varying and conflicting practices. Some of our nomenclatural usage has been the result of ignorance, of vanity, obstinate insistence on following individual predilections, much, like that of language in general, of national customs, prides and prejudices. Ordinary languages grow spontaneously in innumerable directions; but biological nomenclature has to be an exact tool that will convey a precise meaning for persons in all generation.”*

J. Chester Bradley. Preface to the I edition of the International Code of Zoological Nomenclature, 1961.

### 3. SISTEMATICA

#### 3.1. ASPECTOS NOMENCLATURALES DE LOS HOPLOPHORINAE HOPLOPHORINI

Tal como lo consignaran Hoffstetter (1982) y Scillato-Yané (1986), pocos grupos de mamíferos han sufrido tal cantidad de cambios interpretativos en su sistemática como los Xenarthra, en los continuos esfuerzos para comprender su filogenia y a medida que avanzan los estudios anatómicos, biológicos, ecológicos, etc. Este notable dinamismo se refleja en diversos aspectos nomenclaturales vinculados con ellos (ver Hoffstetter, 1969; Glass, 1985).

Para los Cingulata Glyptodontidae, como ya se mencionó previamente, la primera especie reconocida formalmente es *Dasypus antiquus* Vilardebó y Berro, 1838 (ver Mones, 1981, 1986a), seguida por *Hoplophorus euphractus* Lund, 1839 y *Hoplophorus selloi* Lund, 1839. Tal como ya lo han hecho notar ciertos autores (ver Simpson, 1945; Mones, 1994), la familia debería ser denominada Hoplophoridae Huxley, 1864 y no Glyptodontidae Gray, 1869, por razones de estricta prioridad (ICZN, 1999, Art. 23.1 y 23.3). Sin embargo, el casi inexistente uso de Hoplophoridae y el uso predominante del nombre Glyptodontidae, junto con el objetivo regulado por el ICZN de mantener (en la medida de lo posible) la estabilidad nomenclatural, justifican su legitimación (Simpson, 1945; Mones, 1994; McKenna y Bell, 1997), ahora al amparo de los Art. 23.2 y 23.9 (ICZN, 1999).

Dado el uso frecuente de los nombres *Sclerocalyptus*, Sclerocalyptini y Sclerocalyptinae en la bibliografía, especialmente entre autores que trabajaron en la



Argentina (e.g. Castellanos, 1948, 1951b; Pascual *et al.*, 1966; Scillato-Yané *et al.*, 1995; Carlini y Scillato-Yané, 1999; Zurita, 2002, Zurita *et al.*, 2005, etc.) el presente capítulo tiene por objetivo aclarar el panorama nomenclatural de este clado de Glyptodontidae y fundamentar adecuadamente el reemplazo de los nombres ya citados por *Neosclerocalyptus*, Hoplophorini y Hoplophorinae, respectivamente.

### **Los Glyptodontidae Hoplophorinae: historia y problemática nomenclatural**

Haciendo un resumen de los primeros pasos en las nominaciones del grupo (explicados previamente) tenemos el siguiente panorama. La primera mención de una especie de Glyptodontidae proviene de las observaciones efectuadas por T. Falkner, entre los años 1752 y 1756 en las márgenes del río Carcarañá, provincia de Santa Fe, Argentina (Falkner, 1974, reedición traducida de la versión original en inglés de 1774; ver además, Ameghino, 1889; Tauber y Di Ronco, 2000). Sin embargo, el primer reconocimiento y descripción breve de una especie corresponde, como ya habíamos dicho, a “*Dasypus*” *antiquus* Vilardebó y Berro, 1838, seguida por *Hoplophorus euphractus* Lund, 1839, que es la especie tipo del género.

Seis años después, Owen (1845), incluyó una nueva especie dentro del género *Glyptodon* Owen, 1839, que nominó *G. ornatus* Owen, 1845, utilizando como tipo tres osteodermos de la coraza dorsal provenientes del río Matanza, provincia de Buenos Aires (Owen, 1845). Posteriormente, Burmeister (1871), en el marco de una revisión de la familia Glyptodontidae, concluyó que la especie *G. ornatus* debía ser transferida al género *Hoplophorus* Lund, como *Hoplophorus ornatus* (Owen, 1845). En los años subsiguientes, diversos autores (e.g. Ameghino, 1883, 1888, 1889; Gervais y Ameghino, 1880) reconocieron un gran número de especies que asignaron a este género.

Tiempo después, Ameghino (1891: 251) creó el nombre genérico *Sclerocalyptus* Ameghino, 1891 para reemplazar el de *Hoplophorus* Lund, argumentando erróneamente que este último era un nombre preocupado por *Oplophores* Duméril, 1806, *Hoplophora* Perty, 1830, *Hoplophora* Koch, 1835 y *Oplophorus* Milne-Edwards, 1837. En este sentido, designó como especie tipo a *Glyptodon ornatus* Owen, 1845. Por lo tanto, a partir de ese momento, todas las especies de *Hoplophorus* fueron asignadas al género *Sclerocalyptus* Ameghino (ver Ameghino, 1895), e incluso fueron reconocidas otras nuevas (e.g. *Sclerocalyptus undans*, Ameghino, 1895; *Sclerocalyptus planus* Rovereto, 1914; *Sclerocalyptus matthewi* Castellanos, 1925).

En el procedimiento de Ameghino (1891) se observan dos acciones no respaldadas por el actual Código de Nomenclatura Zoológica: a) el nombre genérico *Hoplophorus* no se encontraba preocupado, ya que a este nivel taxonómico una sola letra de diferencia es suficiente para salvar la posible homonimia (ICZN, 1999, Art. 56.2); b) la designación expresa de *Glyptodon ornatus* Owen 1845 como especie tipo de *Sclerocalyptus*, cuando, en realidad, ésta debía ser legalmente *Hoplophorus euphractus* Lund, 1839 (ICZN, 1999, Art. 67.8). Correctamente tipificado, *Sclerocalyptus* constituye un sinónimo posterior objetivo de *Hoplophorus*, y por lo tanto, un nombre no válido. Fue Simpson (1945) el primero en advertir este doble error y pasar *Sclerocalyptus* a la sinonimia de *Hoplophorus* Lund.

Años más tarde, Paula Couto (1957) consideró con el estudio de un ejemplar en muy buen estado de preservación, proveniente del Pleistoceno (Bonaerense? Cione *et al.*, 1999) de Lapa do Borges, Minas Gerais, Brasil, que las especies de *Sclerocalyptus* y de *Hoplophorus* no eran co-genéricas, al tiempo que brindó una buena caracterización morfológica de *H. euphractus*. Como ya se ha planteado, *Sclerocalyptus* había sido considerado sinónimo de *Hoplophorus* desde su proposición, pero al tratarse de una sinonimia objetiva (en lugar de subjetiva), Paula Couto propuso denominar *Neosclerocalyptus* Paula Couto, 1957 al taxón genérico independiente cuya especie tipo es *Glyptodon ornatus* Owen, 1845. Algunos autores, particularmente Hoffstetter (1964, 1969), han tratado de fundamentar el uso de *Sclerocalyptus* Ameghino, argumentando que la designación de la especie tipo hecha por Ameghino (*Glyptodon ornatus*) resulta suficiente para validar el nombre genérico *Sclerocalyptus*, con esta acepción particular. Como ya hemos visto, esto no está sustentado por el ICZN (1999) en su Artículo 67.8, ya que “(...) if an author publishes a new scientific name expressly as a replacement for a previously established genus-group (*nomen novum*) or replaces a previously established genus-group by an unjustified emendation, both the prior nominal taxon and its replacement must have the same type species, despite any statement of the contrary”. A pesar de esto, el nombre *Sclerocalyptus* Ameghino continuó y continúa siendo utilizado de modo corriente en la literatura científica.

En cuanto al uso correcto de los nombres del grupo familia, en este caso los de subfamilia y tribu, se plantea una situación particular. Una minuciosa revisión de la bibliografía revela que la propuesta de Paula Couto (1957) de sustituir Sclerocalyptinae Ameghino, 1895 (*nom. transl.* Trouessart, 1898) y Sclerocalyptini Ameghino 1895 (*nom. transl.* Hoffstetter, 1958) por Hoplophorinae Huxley, 1864 (*nom. transl.* Weber,

1928) y Hoplophorini Huxley, 1864 (*nom. transl.* Paula Couto, 1965), respectivamente, ha tenido desde entonces una creciente aceptación, particularmente entre los autores brasileños (e.g. Paula Couto, 1979; Oliveira y Ferreira do Santos, 2003, etc.), uruguayos (e.g. Mones, 1970, 1986a y b, 1987; Fariña, 1981, etc.) y de otras nacionalidades (e.g. McKenna y Bell, 1997; Zurita *et al.*, 2004 a y b). En cambio, resulta más común entre los autores argentinos (e.g. Castellanos, 1948, 1951b; Scillato-Yané *et al.*, 1995; Zurita, 2002; Zurita *et al.*, 2005), tal vez por cierta influencia acrítica ameghiniana, el uso de los nombres Sclerocalyptinae y Sclerocalyptini. Ante esta situación, y al amparo del Art. 23.2 del ICNZ (1999), se propone aceptar la propuesta de Paula Couto (1957) en el sentido de mantener los nombres de Huxley (1864), Hoplophorinae y Hoplophorini, por razones de prioridad y entendiendo asimismo que de esta manera se optimiza la estabilidad nomenclatural.

Por el contrario, el uso prolongado de Glyptodontidae Gray, 1869 por sobre Hoplophoridae Huxley, 1864 justifica su mantenimiento en carácter de *nomen protectum* (ICZN, 1999, Art. 23.9), dado que el sinónimo más antiguo no se ha usado como nombre válido después de 1899 y que su sinónimo más moderno adquirió un uso universal.

Otra consecuencia nomenclatural es que el nombre *Sclerocalyptus* Ameghino 1891 debe considerarse como un sinónimo posterior objetivo de *Hoplophorus* Lund 1839, por lo que aquél resulta no válido. En cuanto al concepto que denotara, en sentido restringido, debe adoptarse *Neosclerocalyptus* Paula Couto 1957, con *Glyptodon ornatus* Owen, 1845 como especie tipo.

En síntesis, el esquema taxonómico y nomenclatural de los Glyptodontidae Hoplophorini debe ser como sigue:

**Familia** Glyptodontidae Gray, 1869

**Subfamilia** Hoplophorinae Huxley, 1864

**Tribu** Hoplophorini Huxley, 1864

**Género** *Eosclerocalyptus* C. Ameghino, 1919

**Especie tipo:** *Neuryurus proximus* Moreno y Mercerat, 1891

**Género** *Hoplophorus* Lund, 1839

**Especie tipo:** *Hoplophorus euphractus* Lund, 1839

**Género** *Neosclerocalyptus* Paula Couto, 1957

**Especie tipo:** *Glyptodon ornatus* Owen, 1845

*“Esta armonía que la inteligencia humana cree descubrir en la Naturaleza, ¿existe realmente fuera de esa inteligencia? No, sin ninguna clase de duda. Una realidad totalmente independiente del espíritu que la concibe, la ve o la siente es una imposibilidad. Un mundo que nos fuese tan externo, incluso si existiese, nos sería inaccesible para siempre”.*

H. Poincaré, *La Valeur de la Science*.

### 3.2. REVISIÓN SISTEMÁTICA, CONTEXTO ESTRATIGRÁFICO Y PALEOAMBIENTAL DE LOS HOPLOPHORINI

La presente revisión taxonómica es el resultado de un estudio anatómico, que aspira a ser considerado detallado y completo, de todos los materiales significativos asignables a Glyptodontidae Hoplophorini disponibles en los distintos Museos e Instituciones de la República Argentina, Uruguay, Brasil, Bolivia, Estados Unidos, Dinamarca y Polonia, incluyendo los holotipos disponibles.

En algunos casos se han incluido también las descripciones originales, que de hecho han sido ampliadas y mejoradas gracias a la inclusión de nuevos materiales. En consecuencia, se ha intentado lograr un conocimiento más profundo de la anatomía y sistemática de la mayoría de las especies de Hoplophorini, al tiempo que, como consecuencia, se ha reducido notablemente el número de taxones considerados válidos.

En este contexto, muchos de los taxones considerados como no válidos o dudosos fueron tratados como *nomen dubium* o *nomen vanum*, siguiendo las pautas propuestas por Simpson (1945), Mayr (1969), Smith (1970), Chorn y Whetstone (1977) y Mones (1986b). Los taxones reconocidos son presentados de acuerdo a un criterio estratigráfico.

Superorden **Xenarthra** Cope, 1889

Orden **Cingulata** Illiger, 1811

Superfamilia **Glyptodontoidea** Gray, 1869

Familia **Glyptodontidae** Gray, 1869

Subfamilia **Hoplophorinae** Huxley, 1864

Tribu **Hoplophorini** Huxley, 1864

**Diagnosis.** Gliptodontes de tamaño pequeño a mediano. Cráneo de perfil superior convexo y estrechamiento postorbitario acentuado. Orbita cerrada por un proceso postorbitario del frontal. Primer y segundo molariformes superior e inferior simples (este último apenas lobulado en las formas cuaternarias), el resto de ellos trilobulados. Contorno del borde labial del tercer lóbulo de los molariformes trilobulados simplemente convexo, sin escotaduras. Coraza dorsal compuesta por placas relativamente delgadas. Patrón de ornamentación muy similar al de los *Propalaeohoplophorinae*, esto es cada placa con una figura central circular o subcircular de superficie lisa, plana o ligeramente cóncava, y rodeada de una hilera de 7-12 figuritas de pequeño tamaño y angulosas. Excepcionalmente pueden existir (especialmente en las placas de la región posterior de la coraza) hasta tres hileras de figuritas periféricas entre dos centrales, en sus bordes distal y proximal. Parte más antero-lateral de la coraza dorsal con placas pentas o hexagonales, casi sin vestigios de figuritas periféricas y claramente diferenciadas de las del resto de la coraza. Región lateral de la escotadura cefálica con su parte más ventral dirigida hacia afuera y adelante a modo de “aletas”. Placas de la región caudal de la coraza dorsal con la figura central plana o apenas cóncava. Anillos caudales en número de cuatro o cinco, cada uno formado por una doble hilera de placas que poseen una figura central rodeada de una hilera de figuritas que están ausentes en su borde distal (mostrando gran similitud con aquellas de la coraza dorsal de los *Glyptatelinae*); hilera más proximal de placas con su parte anterior articular en forma de tecla, cuya zona media tiene un surco con numerosas perforaciones probablemente vasculares de gran diámetro. Tubo caudal cilíndrico-cónico, algo deprimido dorsoventralmente, con 5-7 grandes figuras laterales y de ornamentación muy similar a la de la coraza dorsal. Figuras centrales en la cara dorsal del tubo en número de 50 y 60. Húmero con foramen entepicondiliano, de morfología general similar a la de *Proalaeohoplophorus*, con la diáfisis de contorno prismático-triangular y el borde posterior de la impresión deltoidea convexo. Manos y pies tetradáctilos por pérdida del primer dedo. Fémur similar al de *Propalaeohoplophorus*, con el trocánter mayor ubicado en un plano superior al de la cabeza femoral.

### 3.2.1. Género *Eosclerocalyptus* C. Ameghino, 1919

*Hoplophractus* Cabrera 1939

*Eosclerophorus* Castellanos 1948 n. sin.

#### Láminas 1-7

**Especie tipo.** *Neuryurus proximus* Moreno y Mercerat, 1891.

**Distribución cronológica y geográfica.** Mioceno tardío-Plioceno temprano (Huayqueriense-Montehermosense) de las provincias de Catamarca, Tucumán, Santiago del Estero y Buenos Aires (Argentina) (Mapa 2).

**Diagnosis.** Hoplophorini aproximadamente un 30% menor que *Neosclerocalyptus*. Cráneo con la constricción postorbitaria algo más marcada que en *Neosclerocalyptus* y mucho más que en *Pseudoplohophorus* (Plohophorini). Región rostral corta y ancha, y sin evidencia de neummatización de los senos fronto-nasales, de contorno subtriangular. Area comprendida por la porción yugal del arco cigomático y los procesos descendentes de los maxilares a nivel de los forámenes infraorbitarios muy desarrollado; estos últimos son de pequeño diámetro, como en *Neosclerocalyptus pseudornatus*. Procesos paraoccipitales menos desarrollados que en *Neosclerocalyptus pseudornatus*, *Neosclerocalyptus ornatus* y *Neosclerocalyptus paskoensis* y mucho menos que en *Neosclerocalyptus gouldi*, con la apófisis mastoidea menos sobresaliente. Los dos primeros molariformes superiores simples, el resto trilobulados y parecidos a los de las especies de *Neosclerocalyptus*, pero con los lóbulos de desarrollo bilateral asimétrico y la pared anterior del primero plano o ligeramente cóncavo. Proyección del plano de los forámenes infraorbitarios coincidente con el límite M3-M4. Coraza de forma algo más globosa que la de *Neosclerocalyptus*, de perfil intermedio entre la de esta última especie y *Glyptodon* (coraza alta y de perfil convexo), compuesta por 39-45 hileras transversales de placas en los laterales. Placas laterales de la coraza dorsal con las figuritas periféricas anteriores más desarrolladas que las posteriores, como en *Eonaucum colloncuranum* y en los Propalaehoplophorinae; sin embargo, en algunos casos puede aparecer una hilera accesoria anterior. Escudete cefálico de forma subtriangular, con las placas sin figuritas periféricas, similares a las de *Eucinepeltus* (Propalaehoplophorinae). Anillo caudal asociado al tubo con las figuras centrales de contorno subelíptico en sentido antero-posterior. Tubo caudal similar al de *Neosclerocalyptus*, pero de menor tamaño y, en todos los casos, con una sola hilera de figuritas periféricas entre dos figuras centrales contiguas

en tanto que las últimas cuatro figuras laterales ocupan en todos los casos menos de la mitad de la longitud total del tubo; límite entre la segunda y tercera figuras laterales sin figuritas periféricas.

**3.2.1. *Eosclerocalyptus tapinocephalus* (Cabrera, 1939) n. comb.**

*Hoplophractus tapinocephalus* Cabrera, 1939

*Stromaphoropsis tapinocephalus* (Cabrera, 1939)

**Láminas 1 y 2**

**Holotipo.** MLP 37-III-7-7 (lám. 1), cráneo en buen estado de preservación, pero con los procesos descendentes de los maxilares rotos en su tercio inferior; fragmento de hemimandíbula izquierda con m7 y m8; mitad izquierda del atlas; fragmento distal del húmero derecho y fragmento de la cintura pélvica; parte distal de la tibio-fíbula derecha; astrágalo y calcáneo del mismo lado; metatarsianos primero a cuarto derechos y cuarto izquierdo; placas del escudete cefálico y de la coraza dorsal aisladas.

**Localidad tipo.** Laguna de los Paraguayos, Partido de Adolfo Alsina, provincia de Buenos Aires, Argentina (~37°10'S y 62°44'O).

**Material referido.** PV-UNS 260, cráneo en mal estado de preservación y comprimido lateralmente, con el arco cigomático derecho ausente; atlas; coraza dorsal en estado fragmentario y numerosas placas disociadas; tubo caudal con el último anillo articulado y fragmentos de otros; fémur derecho completo en tanto que el izquierdo no preserva la epífisis distal ni el trocánter mayor; mitad distal del húmero izquierdo, fragmentos del derecho y falanges.

**Diagnosis.** Hoplophorini de tamaño comparable al de *Eosclerocalyptus proximus*; cráneo también similar al de *E. proximus*, pero con la región parieto-occipital dirigida hacia abajo y atrás, y los arcos cigomáticos más bajos y descendentes hacia las escotaduras orbitarias, al igual que toda el área fronto-nasal. Parte libre de los procesos descendentes de los maxilares ligeramente inclinados hacia delante y los forámenes infraorbitarios ubicados más externamente que en *E. proximus*. Los dos primeros molariformes simples, los demás trilobulados. Placas del escudete cefálico lisas, ligeramente convexas en su parte media y sin vestigios de figuritas periféricas, similares a las de *Eucinipeltus*. Placas laterales de la coraza dorsal con las figuritas periféricas proximales más grandes que las distales (como en *E. proximus*, *E. lineatus* y los



Propalaehoplophorinae), presentando algunas de ellas anteriormente, una hilera accesoria de periféricas. Tubo caudal similar al de *E. proximus*, pero con menor desarrollo de las figuritas periféricas que presentan una sola hilera entre dos figuras contiguas.

**Distribución cronológica y geográfica.** Mioceno tardío (Huayqueriense) (Cuadro 2). Provincia de Buenos Aires, Argentina (Mapa 2).

**Aspectos históricos y taxonómicos.** Esta especie fue reconocida por Cabrera en 1939 a partir de materiales colectados en 1936 por personal del Museo de La Plata (Argentina), quienes fueron enviados (a petición del intendente de la localidad de Adolfo Alsina, provincia de Buenos Aires), por el hallazgo de un gliptodonte referido a *Panochthus* en muy mal estado de conservación. Esta situación proporcionó la oportunidad de exhumar una gran cantidad de restos fósiles terciarios hallados en las cercanías. Sin una adecuada fundamentación, Cabrera (1939) colocó esta nueva especie de Hoplophorini en el género *Hoplophractus* Cabrera. Un año después, Castellanos (1940) la incluyó dentro del género *Stromaphoropsis* Kraglievich, argumentando que la ornamentación de las placas era exactamente igual a las del mencionado género. Un nuevo y detallado análisis de los materiales en cuestión pone en evidencia que ellos deben ser asignados, con más fundamento, al género *Eosclerocalyptus*, acorde con la propuesta efectuada por Perea (2005). La caracterización del género *Hoplophractus* (y su consecuente diferenciación de *Eosclerocalyptus*) fue llevada a cabo por Cabrera en al menos dos oportunidades (1939, 1944), tomando como principales elementos diagnósticos la superficie plana de las placas de la coraza dorsal y algunos rasgos craneanos, particularmente referidos a una “...una caja cerebral más baja, y los maxilares con la caja alveolar de borde más rectos y mucho menos elevada, de donde resulta una abertura nasal posterior menos estrecha, más baja y cuadrada.” (Cabrera, 1944: 20). Un análisis de los materiales indica que las diferencias observadas por Cabrera (1939, 1944) en la altura y el diámetro de la región posterior del cráneo son el resultado de un ligero aplastamiento observado en el ejemplar **MLP 31-XI-12-19**, que fue utilizado a fines descriptivos y comparativos. Esta particular situación fue curiosamente percibida por el mismo Cabrera (1944: 14), quien sin embargo soslayó este hecho al momento de su descripción y diferenciación genérica. Cabe resaltar que estos casos de deformación diagenética han sido observados en otros ejemplares de Hoplophorini araucanenses (e.g. **MACN 4853**; tipo de *Eosclerocalyptus lilloi*), utilizados también por Cabrera (1939, 1944) con fines descriptivos y comparativos en estas contribuciones. Un examen de la morfología de los molariformes entre los género *Hoplophractus* (*H. tapinocephalus* y *H. proximus*) y *Eosclerocalyptus*, no muestra

diferencias de importancia, y está de acuerdo a lo sostenido oportunamente por Cabrera (1939). A nivel de la coraza dorsal las diferencias expuestas por Cabrera (1944) tampoco son significativas. Como en el caso anterior Cabrera (1944: 23) también reconoce esta notable similitud, cuando sostiene que “...*el caparazón (de Hoplophractus) se asemeja bastante al de Eosclerocalyptus, hasta el punto de que, viendo fragmentos pequeños o algunas placas aisladas, es muy fácil confundir los dos géneros...*”. Así, la morfología de la superficie dorsal de las placas de la coraza dorsal (esto es, planas o bien ligeramente cóncavas) resulta muy variable en un mismo ejemplar, y podría estar vinculado al estadio juvenil de los ejemplares estudiados (Zurita, en prensa (a)). Una diferencia importante hallada por Cabrera (1944: 23) restringida a la morfología de las placas adyacentes a la escotadura caudal, tampoco debe ser tomada en cuenta, por cuanto extrapola sin fundamento la morfología de las placas de ubicación más latero-ventral a toda la circunferencia de la escotadura caudal (Zurita, en prensa (a)). A esto debe sumarse que el perfil dorsal de la coraza en ambos géneros es idéntico, esto es, intermedio entre la de *Neosclerocalyptus* y *Glyptodon* y que la variación de la ornamentación de las placas en toda la superficie de la coraza dorsal resulta prácticamente idéntica, particularmente a nivel del mayor desarrollo de las figuritas periféricas anteriores en los laterales. A nivel del tubo caudal de *Hoplophractus* la diferencia más apreciable para Cabrera (1944) es un truncamiento en el extremo proximal de la última figura lateral; sin embargo, este carácter ha sido observado también en otros ejemplares de *Eosclerocalyptus* (e.g. **LIL-PZ 375**) y *E. tapinocephalus* (**PV-UNS 260**). Otros rasgos, tales como la particular ubicación de las figuras centrales más distales en la superficie dorsal del tubo, muestran una alta variabilidad intraespecífica, como lo ha demostrado Perea (2005) y no pueden ser considerados significativos desde una perspectiva taxonómica. A nivel del esqueleto apendicular, tampoco se observan diferencias significativas entre la morfología del fémur entre ambos géneros.

### **Descripción anatómica**

**Cráneo (Cap. 9, Tabla 1).** Se caracteriza porque su región parieto-occipital está inclinada hacia abajo, de modo similar a lo observado en *Neosclerocalyptus gouldi* y *Neosclerocalyptus paskoensis*, aunque el área fronto-nasal es aquí mucho más descendente (lám. 1, fig. C).

En vista lateral se aprecia que la región comprendida por los parietales y occipitales está inclinada hacia abajo, como en *N. gouldi* y *N. paskoensis* (pero no tanto

como en *Hoplophorus euphractus*), y a diferencia de *Eosclerocalyptus proximus*, *N. pseudornatus* y *N. ornatus*, en cuyo caso el área homóloga está inclinada hacia arriba. Por delante de los parietales, los frontales y nasales descienden más que en *E. proximus* y *Neosclerocalyptus*, similar a lo apreciado en *Propalaehoplophorus* y *Plophorus figuratus*. Los arcos cigomáticos son más bajos que en *E. proximus* y claramente dirigidos hacia las escotaduras orbitarias, las que presentan un contorno similar al de *E. proximus* (lám. 1, fig. C). Los procesos descendentes de los maxilares están, a nivel del yugal, ligeramente más desarrollados que en *E. proximus*, mientras que su parte libre está ligeramente dirigida hacia delante. Por delante, el área que comprende los nasales y los maxilares no presenta diferencias significativas con aquella correspondiente a *E. proximus*, aunque en algunos ejemplares de esta especie esta región rostral puede ser ligeramente más alta.

Dorsalmente, existe una cresta sagital mucho menos extendida anteroposteriormente que en *Eosclerocalyptus proximus*, *Neosclerocalyptus ornatus* y *N. pseudornatus*, pero algo más que en *Hoplophorus euphractus* (lám. 1, fig. B). Ella se bifurca a nivel del comienzo de los frontales hasta ponerse en contacto con la apófisis postorbitaria del frontal, las que a su vez se unían a la apófisis postorbitaria del yugal, cerrando la órbita por detrás. Aunque ambas estructuras no se conservan, su presencia puede ser inferida a partir de las partes conservadas de contacto. A ambos lados de la cresta sagital es posible ver numerosos forámenes vasculares. El estrechamiento postorbitario está bien marcado (lám. 1, fig. B). A su vez, los frontales y nasales forman una superficie lisa y ligeramente convexa, sin accidentes de relevancia, como en *E. proximus*, y a diferencia de *Neosclerocalyptus*, en donde es evidente una hendidura naso-frontal de sección en “V”.

En vista frontal, las aberturas nasales presentan un contorno cordiforme, con la mitad superior más extendida transversalmente que la inferior, mientras que las cavidades nasales no presentan signos de neumatización alguna, como sucede en *E. proximus* (lám. 1, fig. A).

En norma oclusal, se aprecia que los forámenes infraorbitarios se ubican más externamente que en *E. proximus*, al tiempo que se orientan claramente hacia delante (lám. 1, fig. D). Ambas series dentarias tienden a estrecharse a nivel del M6. La región prementada del paladar está notablemente expandida transversalmente, como en *E. proximus* y *Propalaehoplophorus*, y a diferencia de *Neosclerocalyptus*, que tiene mayor desarrollo anteroposterior y finaliza en un extremo más o menos aguzado (lám 1, fig. D).

Sólo se conservan los dos primeros y los dos últimos dientes molariformes del lado derecho. El M1 es simple, subelíptico y elongado en sentido anteroposterior; el M2 presenta una escotadura apenas marcada en el borde labial; el M7 y M8 no tienen diferencias significativas con aquéllos de *E. proximus*, y difieren de los de *Neosclerocalyptus* sólo porque el primer lóbulo tiene hacia delante, al igual que en *E. proximus*, una ligera inclinación.

En norma posterior, sólo se conserva la parte más lateral del lado izquierdo del occipital, y no muestra diferencias significativas con *E. proximus*, a excepción del cóndilo que resulta ser ligeramente más estrecho. Como en esta especie, los procesos supra y paraoccipitales alcanzan poco desarrollo comparados con los de *Neosclerocalyptus*. Las coanas presentan un contorno subcuadrado, similar al de *N. pseudornatus*, pero con el borde inferior más ancho que el superior (**Cap. 9, Tabla 1**).

**Mandíbula.** Se conserva un fragmento de la hemimandíbula izquierda con los dos últimos molariformes, que no presentan diferencias de importancia con respecto a aquéllos de *Neosclerocalyptus* y *Eosclerocalyptus proximus*.

**Húmero.** Sólo se conserva la parte más distal. En la cara anterior se observa el foramen entepicondiliano, cuya orientación es muy similar a la de *Hoplophorus euphractus*. Por debajo, el entepicóndilo se proyecta lateralmente de manera más marcada que en *Neosclerocalyptus*.

**Fémur.** Es de morfología similar al de *Neosclerocalyptus*, pero más pequeño y grácil, parecido al de *Propalaehoplophorus*. A nivel de la epífisis proximal la cabeza femoral presenta un mayor desarrollo anteroposterior que transversal, tal como se observa en *Neosclerocalyptus*. La superficie articular adquiere un contorno subtriangular y se extiende notablemente hacia delante, sitio en donde el cuello anatómico está mejor definido (al igual que en *Neosclerocalyptus*). Del lado interno de la cabeza femoral está el trocánter menor, que se prolonga hacia abajo en una cresta muy fina, casi laminar. El trocánter mayor está ubicado en un plano más elevado que la cabeza femoral, como en *Panochthus* y *Propalaehoplophorus*, aunque no resulta tan evidente como en *Neosclerocalyptus*. Presenta una superficie dorsal sumamente rugosa y de aspecto romboidal, mostrando una morfología casi idéntica a la de *Neosclerocalyptus*. El borde superior, que lo separa de la cabeza femoral, presenta una concavidad bien marcada, que a nivel de la mitad correspondiente al trocánter mayor se aplanan ligeramente. Por debajo, en la parte más superior de la cara anterior, existe un área cóncava en forma de triángulo invertido, con su base ubicada entre el trocánter mayor y la cabeza femoral. Esta región

no es tan cóncava como en las diferentes especies de *Neosclerocalyptus*, y está delimitada del lado externo por una cresta que nace del trocánter mayor y que se dirige distalmente, pero que no alcanza el desarrollo observado en *Neosclerocalyptus*. Hacia la mitad de la diáfisis, la sección se vuelve algo más circular, alcanzando aquí su mínimo diámetro. A este nivel, e inmediatamente por arriba de la epífisis distal, se ubica, sobre el borde externo, el tercer trocánter, que tiene una forma subtriangular, con su vértice mucho más inclinado hacia adelante y afuera que en *Neosclerocalyptus*, y como en los *Propalaeohoplophorinae*. Esto determina que su cara anterior sea claramente cóncava. Con respecto a *Neosclerocalyptus* y *Panochthus*, el tercer trocánter se ubica más proximalmente, como en *Eosclerocalyptus proximus* y *Propalaeohoplophorus australis*. En la epífisis distal se observan el cóndilo interno y el externo, y entre ambos la tróclea femoral, compuesta por dos carillas articulares que convergen en la garganta de la tróclea. Un poco hacia arriba existe el hueco supratroclear, de contorno subtriangular. A su vez, el cóndilo interno, situado en un plano mas bajo que el externo, presenta dos caras articulares, separadas ambas por una convexidad. El cóndilo externo, presenta lateralmente, y por debajo del tercer trocánter, una serie de accidentes que posiblemente correspondan (de arriba hacia abajo) a la superficie de inserción para el plantar, la fosita para el gemelo externo, la tuberosidad externa para el ligamento lateral derecho y la fosita para el poplíteo. El borde externo ubicado entre el cóndilo externo y el tercer trocánter presenta una concavidad más marcada que en *Neosclerocalyptus*, *Hoplophorus euphractus* y *Panochthus*, y es similar a la observada en *Propalaeohoplophorus*. En la cara posterior, a nivel de la epífisis proximal, se observa que la cabeza femoral está muy poco esbozada, e inmediatamente por debajo del trocánter mayor existe una ligera depresión de forma romboidal, que no presenta las numerosas y evidentes rugosidades y forámenes vistos en *Neosclerocalyptus*. A su vez, y por debajo de la cabeza femoral, a unos 35 mm del cuello anatómico, existe otra depresión, menor que la anterior, menos profunda y de superficie lisa. La diáfisis presenta un aspecto más plano que en la cara anterior, sin accidentes notorios, y no se diferencia francamente de la de *Neosclerocalyptus*. La epífisis distal muestra el espacio poplíteo, mayormente ubicado sobre el cóndilo externo, aunque esta área está menos expandida lateralmente que en *Neosclerocalyptus* y *Hoplophorus euphractus*. Por debajo está la escotadura intercondílea, que presenta a ambos lados dos carillas articulares de superficie cóncava en su parte central. La carilla articular del cóndilo interno muestra un mayor desarrollo posterior y hacia arriba que en *Neosclerocalyptus* (**Cap. 9, Tabla 9**).

**Escudete cefálico.** Sólo se conservan algunas placas aisladas. Presentan un tamaño relativamente grande. Su superficie dorsal es porosa y ligeramente convexa, especialmente en su parte central, que está rodeada por un borde rugoso bien definido, sin vestigios de figura central y/o periféricas. En líneas generales, las placas son muy similares a las de *Eucinepeltus*, a excepción de la depresión central que está presente en este género.

**Coraza dorsal.** Se preserva la parte lateral izquierda y la región dorsal así como numerosas placas sueltas. Mide aproximadamente, y siguiendo la circunferencia del dorso, 1050 mm (**Cap. 9, Tabla 4**) A pesar de estar fragmentada, el contorno superior de la coraza parece ser similar a la de *Eosclerocalyptus proximus*, esto es de perfil intermedio entre la de *Glyptodon* (coraza alta y de perfil convexo) y *Neosclerocalyptus* (coraza baja, alargada, de aspecto subcilíndrico y de perfil casi recto) (lám 2, fig. A). La hilera de placas adyacentes a la escotadura caudal próximas a la línea media dorsal son cuadrangulares. La figura central es subelíptica, con su eje mayor orientado en sentido transversal y su superficie dorsal plana o ligeramente cóncava en su parte central; a los lados de cada figura central, las figuritas están muy poco desarrolladas en tanto que hacia atrás no existen, como es posible observar en *Neosclerocalyptus* y *E. proximus*; en el borde proximal se aprecian la existencia de tres o cuatro figuritas pentagonales bien desarrolladas; en algunos casos puede aparecer, como en algunos ejemplares de *E. proximus*, *N. pseudornatus*, *N. ornatus* y *H. euphractus*, una hilera accesoria de figuritas, de modo que puede haber hasta tres hileras de periféricas entre dos figuras centrales contiguas. No se conservan las placas adyacentes a la escotadura caudal de ubicación más ventral. Hacia delante, cada placa se caracteriza por llevar una gran figura de contorno subcircular, de superficie plana o algo cóncava, y rodeada de 10-11 periféricas de cuatro o cinco lados. Hacia los laterales, las placas se tornan pentagonales o hexagonales con su eje mayor orientado en sentido anteroposterior y como en *Eosclerocalyptus proximus*, *Eonaucum colloncuranum* y *Propalaeohoplophorus*, las figuritas del borde anterior, presentes en número de tres, se encuentran mejor desarrolladas que las del borde posterior. En general, cada figura central está rodeada por 9-11 figuritas. A nivel de la región más latero-anterior de la coraza, las placas son pentagonales o hexagonales y disminuyen notablemente de tamaño, al tiempo que se vuelven más isodiamétricas. Su superficie dorsal resulta casi completamente lisa, aunque en algunas placas es posible visualizar una gran figura central circular o subcircular muy poco marcada, que se pierde en las de ubicación más ventral. Hacia el dorso, las placas adyacentes a la escotadura

cefálica no se diferencian de aquellas de *Neosclerocalyptus*, pudiendo aparecer forámenes de gran tamaño en algunas de ellas. Presentan una forma claramente pentagonal con su eje mayor dirigido en sentido anteroposterior y una gran figura central circular o subcircular de superficie lisa o ligeramente cóncava rodeada de 8-9 figuritas (**Cap. 9, Tabla 4**).

**Anillos caudales.** Se preservan el último anillo articulado al tubo y fragmentos de otros. Cada anillo está constituido por dos hileras transversales de placas, similares a las de *E. proximus*. Las placas que constituyen la hilera más distal presentan una forma pentagonal. La figura central ocupa la mayor parte de la superficie de cada placa, y en la mayoría de los casos presenta una pequeña convexidad en su parte central. Las figuritas no están presentes en el borde posterior, y resultan casi inexistentes sobre los márgenes, mientras que las correspondientes al borde proximal, en número de 3-5, son también claramente pentagonal y están bien desarrolladas. Las placas de la hilera más proximal son de contorno pentagonal, y se ubican en el punto de contacto entre dos placas de la hilera posterior, mostrando la misma morfología general. Proximalmente, está la región de articulación con el anillo anterior, formada por una parte anterior en forma de tecla, cuya zona media presenta una serie de perforaciones vasculares de gran diámetro, muchas veces en número de tres; en su tercio más proximal, cada placa se adelgaza y se inclina hacia afuera, de tal modo que forma una estructura que impide los desplazamientos de los anillos caudales hacia atrás, tal como se observa en *E. proximus*. Los forámenes en cada una de las intersecciones del surco que rodea la figura central con los que limitan las periféricas están bien desarrollados en todas las placas. Como en todos los Hoplophorini, la ornamentación es muy similar a la existente en los Glyptatelinae.

**Tubo caudal.** Presenta una morfología similar al de *E. proximus*, esto es cilíndrico-cónico y disminuyendo su diámetro dorsoventral en sentido distal, mientras que la extremidad proximal es de contorno casi completamente circular (lám 2, figs. B y C); la principal diferencia radica en el menor desarrollo de las figuritas periféricas y en el hecho de ser más recto. Mide (exceptuando el último anillo asociado) 340 mm. (**Cap. 9, Tabla 5**). Como en *E. proximus*, existe siempre sólo una hilera de periféricas entre dos figuras centrales contiguas, a diferencia de *Neosclerocalyptus* u *Hoplophorus* en donde es posible notar en algunos ejemplares, la existencia de una doble hilera de periféricas (lám. 2, fig. B). En vista dorsal (lám. 2, fig. B), se observa en el extremo distal la existencia de tres figuras ubicadas en una hilera de orientación anteroposterior y sin vestigios de figuritas. Por delante, las figuras centrales, de superficie dorsal plana o

ligeramente cóncava, adquieren un aspecto subcircular, con escaso desarrollo de las periféricas. A nivel de la mitad proximal, las placas se alinean en cinco hileras transversales y las figuras centrales adquieren un contorno claramente subelíptico con su eje mayor orientado anteroposteriormente. La superficie dorsal de cada placa es ligeramente convexa. Las figuritas están mejor desarrolladas hacia los márgenes, donde presentan un contorno subcircular o subelíptico y están presentes en número de 3-4; en los bordes anterior y posterior ellas resultan casi inexistentes, a diferencia de *Neosclerocalyptus* y *E. proximus*. En la cara ventral se advierten, en el extremo distal, tres grandes figuras de superficie dorsal rugosa y algo convexa. Por delante, y hasta la mitad de la longitud total del tubo, las figuras centrales son de gran tamaño y de forma subcircular, sin vestigios de figuritas. Como en la cara dorsal, la mitad proximal muestra las placas ordenadas en cinco hileras transversales, cada una con la figura central de forma subelíptica, pero con las periféricas todavía menos desarrolladas, casi inexistentes. Lateralmente (lám. 2, fig. C), existen cinco figuras subelípticas en sentido anteroposterior y que aumentan de tamaño en sentido proximal. Distalmente, se observan dos pequeñas figuras circunscriptas al extremo distal, cuyo límite se encuentra a nivel de la línea media del tubo, y que resultan más visibles en la cara ventral. Estas estructuras no han sido observadas en otros Hoplophorini. Por delante, se aprecia una gran figura lateral de superficie media un poco cóncava y que resulta visible en la cara dorsal; proximalmente, le siguen tres más que progresivamente aumentan su diámetro longitudinal y disminuyen el dorsoventral. A diferencia de lo observado en *Neosclerocalyptus* y *E. proximus*, no existen figuritas en los puntos de contacto de las figuras laterales, que en su conjunto ocupan aproximadamente la mitad distal del tubo (lám. 2, fig. C) . (Cap. 9, Tabla 5)

### **Distribución geográfica y estratigráfica**

El material tipo de esta especie proviene de sedimentos de la “Formación Epecuén”, unidad que nunca fue reconocida formalmente como tal (ver Pascual, 1961; Zetti, 1972). Desde una perspectiva litológica, estos sedimentos fueron tradicionalmente considerados como una extensión hacia el norte de aquellos que afloran en el curso inferior del Arroyo Chasicó, provincia de Buenos Aires (Goin *et al.*, 2000). Sedimentológicamente, está compuesta por depósitos loessoides castaño-rojizos formados básicamente por limos arenosos finos, con lentes de homeoconglomerado de clastos de tosca y limolita, y niveles de caliche en distintos estadios de desarrollo. La estratificación es poco evidente y ocasionalmente está interrumpida por paleocanales



(Fidalgo *et al.*, 1966; Franchi *et al.*, 1984), en tanto el espesor mínimo observado en cortes de arroyos cercanos a la laguna es de tres metros (Guido *et al.*, 1998). La mayor parte de sus afloramientos están restringidos al sudoeste de la provincia de Buenos Aires, en la depresión existente a unos 50 km al norte de las Sierras de Pigué, aflorando en las lagunas Epecuén, del Monte, del Venado, y en la localidad de Adolfo Alsina (Fidalgo y Pascual, 1975). La gran similitud litológica y paleontológica existente entre esta unidad y aquellos afloramientos sincrónicos presentes en el sector Este de la provincia de La Pampa, hizo que tradicionalmente se asignara a estos últimos como correspondientes a la “Formación Epecuén” (Goin *et al.*, 2000). Así, esta “Formación” también se prolongaba hacia el noreste, en dirección a la provincia de La Pampa (Pascual y Odreman Rivas, 1973), exponiendo afloramientos principalmente en la región de Salinas Grandes de Hidalgo, en el departamento Atreucó (Fidalgo y Pascual, 1975; Pascual y Bocchino 1963; Tonni *et al.*, 1992). En la actualidad, existe sin embargo, una marcada tendencia en asignar esos afloramientos del Mioceno superior de la provincia de La Pampa como pertenecientes a la Formación Cerro Azul, particularmente en el área de Salinas Grandes de Hidalgo (Goin *et al.*, 2000), Caleufú (Montalvo 2001 y 2003) y Telen (Montalvo, 2000).

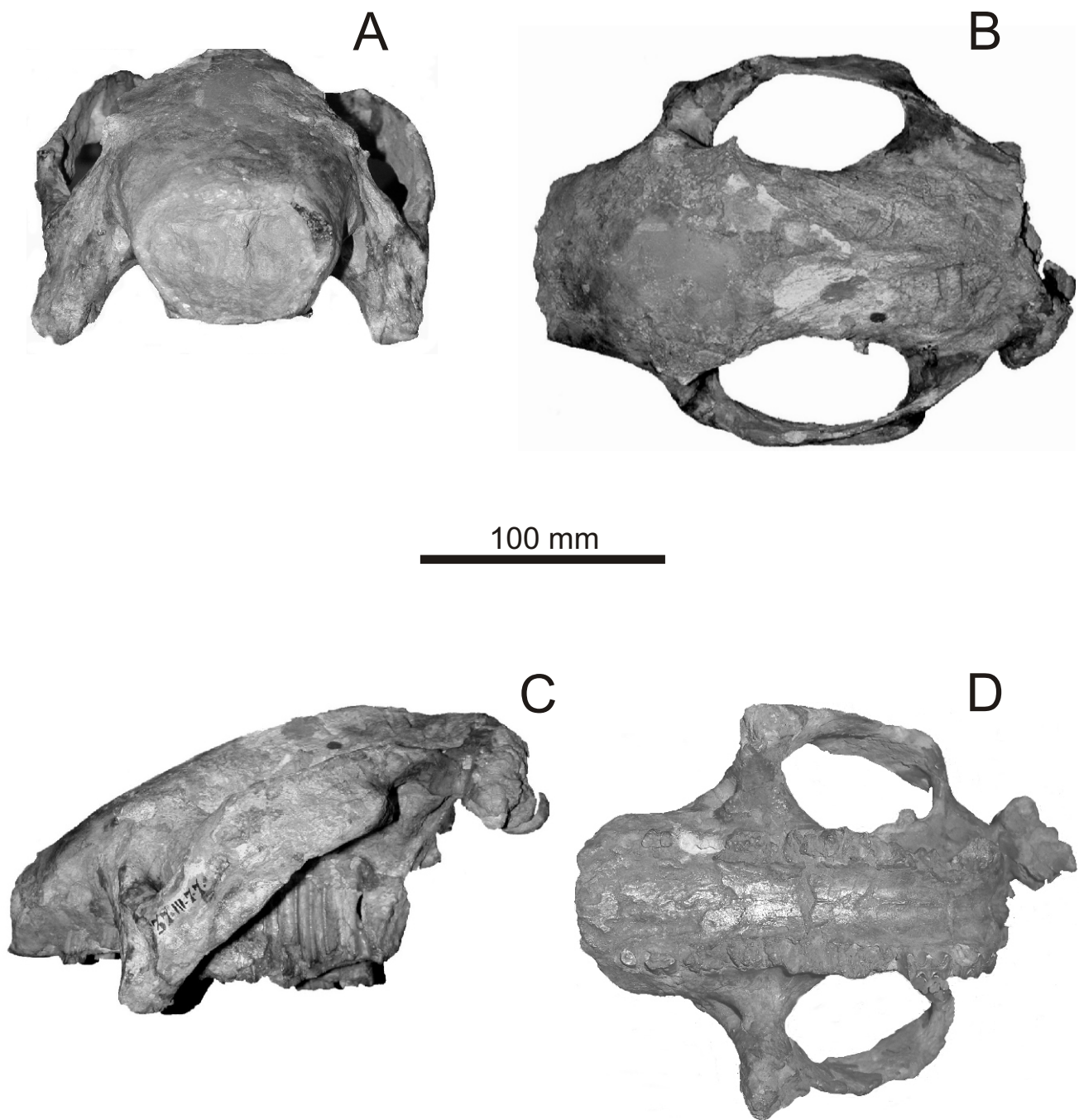
A base de su contenido de mamíferos, esta unidad ha sido asignada al Huayqueriense (Mioceno tardío) (ver Cabrera, 1939; Pascual, 1961; Pascual y Odreman Rivas, 1973; Zetti, 1972; Tonni *et al.*, 1992; Montalvo, 2000), que cronológicamente parece extenderse desde aproximadamente los 8.7 Ma. hasta los 6.8 Ma. (Cione y Tonni, 2001, 2005).

El otro ejemplar conocido (**PV UNS 260**) fue exhumado del curso medio del Arroyo Chasicó en proximidades de la localidad de Berraondo, al sudoeste de la Provincia de Buenos Aires, distante 42 km aproximadamente de la ciudad de Bahía Blanca (Aramayo y Zurita, 2005). Zarate (*com. pers.*) a base del panorama geológico y estratigráfico regional, estima que las sedimentitas del lugar de hallazgo son de Edad Huayqueriense, coetáneas con aquéllas de la “Formación Epecuén”.

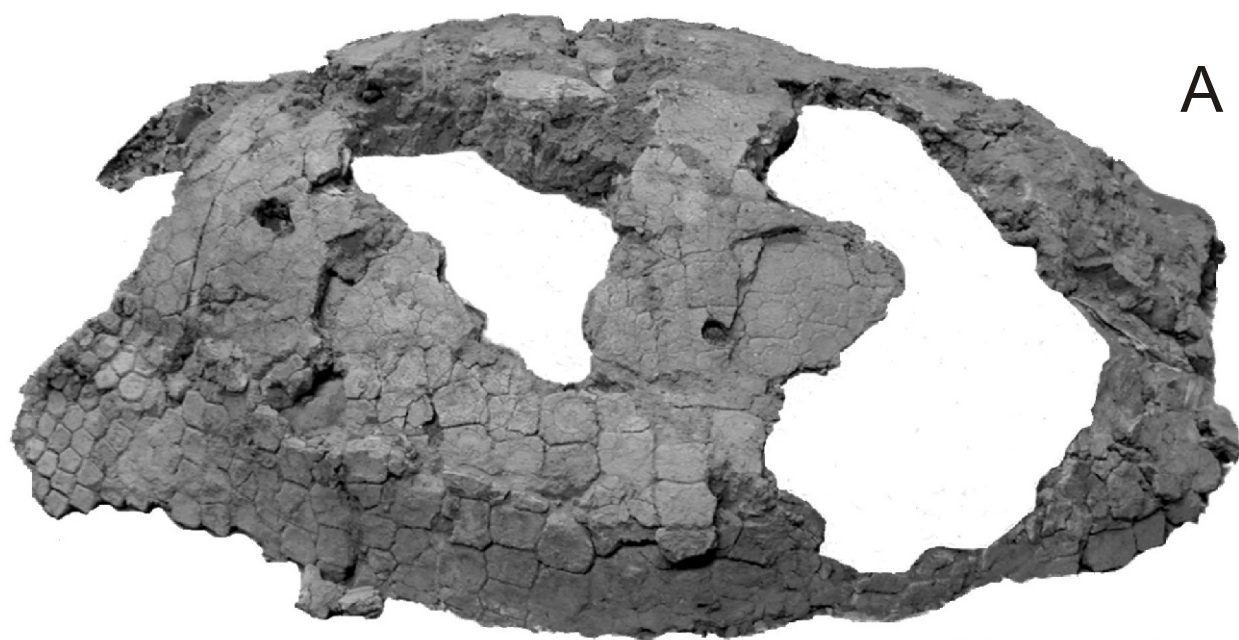
### **Contexto paleoclimático y paleoambiental**

La región pampeana estuvo definida durante el Huayqueriense (*ca.* 8.5-6.9 Ma) por un claro predominio de ambientes abiertos y la total ausencia de taxones pansantacrucianos, aún presentes en el Chasicuense (Mioceno tardío): Peltephilinae y

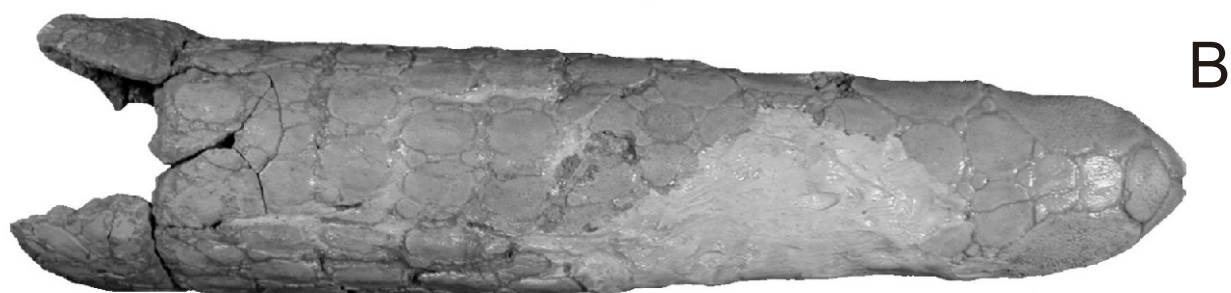
Homalodotheriidae (ver Scillato-Yané, 1977; Bondesio *et al.*, 1980a; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990). El análisis facial de la Formación Cerro Azul (Huayqueriense) de La Pampa indica el predominio de ambientes de llanura y la existencia de paleosuelos (Esteban *et al.*, 2003; Tonni y Carlini, en prensa). A su vez, la presencia de roedores Echimyidae y del género *Protabrocoma* sugiere la existencia de un ambiente de tipo chaqueño (Montalvo y Verzi, 2004). De igual modo, la progresiva desaparición de Echimyidae y la gradual diversificación de Octodontidae con creciente hipsodoncia concuerdan con el deterioro climático-ambiental registrado para el Mioceno tardío (Montalvo, 2000 y 2003; Zachos *et al.*, 2001; Montalvo y Verzi, 2004; Tonni y Carlini, en prensa). Dentro de los Glyptodontidae, son muy escasos los Palaehoplophorini (*Aspidocalyptus castroi*) y los Doedicurinae (*Eleuterocercus* Koken), y en cambio resultan más comunes los Plohophorini (*Plohophorus* Ameghino y *Coscinocercus* Cabrera) (ver Cabrera, 1939). En líneas generales, la región Pampeana parece haber estado más vinculada faunísticamente durante el Huayqueriense y Montehermosense (Mioceno tardío-Plioceno temprano) con el “Araucanense” que con el “Mesopotamiense” (Bondesio *et al.*, 1980a), a través de un corredor coincidente con la actual “diagonal árida”. A su vez, resulta posible que la región pampeana haya estado vinculada a ámbitos más septentrionales (de Brasil a Venezuela) y orientales (Uruguay) a través de la región mesopotámica (Cozzuol, 1993; Carlini *et al.*, 2000). *E. tapinocephalus* es, hasta el momento, un taxón restringido al ámbito de la actual región pampeana.



**Lamina 1.** *Eosclerocalyptus tapinocephalus* (holotipo: MLP 37 III 7 7).  
**Fig. A**, cráneo en vista anterior; **Fig. B**, en vista dorsal; **Fig. C**, en vista lateral, **Fig. D**, en vista ventral.



200 mm



100 mm



**Lamina 2.** *Eosclerocalyptus tapinocephalus* (PV UNS 260). **Fig. A**, coraza dorsal en vista lateral izquierda **Fig. B**, tubo caudal en vista dorsal; **Fig. C**, en vista lateral izquierda.

**3.2.2. *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891) n. comb.**

*Sclerocalyptus planus* Rovereto, 1914

*Eosclerocalyptus lilloi* C. Ameghino, 1919

*Neuryurus proximus* Moreno y Mercerat, 1891

*Urotherium proximum* (Moreno y Mercerat, 1891)

*Eosclerocalyptus planus* (Rovereto, 1914) n. sin.

*Hoplophractus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891) n. sin.

*Eosclerophorus paulacoutoi* Castellanos 1948 n. sin.

### **Láminas 3-6**

**Holotipo.** MLP 16-129 (lám 3). Porción de cráneo que conserva toda la parte frontal y nasal izquierda, la mitad anterior del nasal derecho y gran parte de los dos maxilares, con los dientes rotos a nivel alveolar. Hemimandíbula izquierda casi completa; falta la parte más anterior de la sínfisis y la parte más alta de la rama ascendente (apófisis coronoides y cóndilo).

**Localidad tipo.** Bajo de Andalhuala, Departamento de Santa María, Catamarca, Argentina (~26°52'S y 66°02'O).

**Material referido.** MLP 39-IV-25-1, parte anterior del cráneo conservando ambos maxilares y los molariformes M3-M8; MLP 29-X-10-24, porciones de coraza y gran parte de un escudete cefálico; MLP 31-XI-12-19, cráneo casi completo, sin ambos arcos cigomáticos, coraza dorsal parcialmente completa y numerosos fragmentos de placas; MLP 16-140, parte de hemimandíbula derecha con los molariformes m4 -m8; MLP 28-X-8-6, mitad derecha de coraza dorsal; MLP 29-X-10-32, mitad distal de tubo caudal; MACN 16516, tubo caudal completo; MACN 4853, cráneo sin mandíbula, algunas vértebras caudales, coraza dorsal y tubo caudal; MACN 2939, fragmento de la región escapular derecha de una coraza dorsal; MACN 16531, parte latero-anterior de coraza dorsal de un individuo juvenil; MACN 5013, fragmento latero-anterior de coraza dorsal de un individuo juvenil; CC 703, cráneo, cuerpo mandibular derecho, escudete cefálico, parte de la pelvis y numerosas placas; CC 609, parte del fémur derecho, tibia, peroné, huesos del pie (todos en mal estado de preservación) y fragmentos de placas; CC 676, fragmentos de la cintura escapular, ambos fémures y húmeros incompletos, falanges, vértebras, dos calcáneos incompletos y otros restos inidentificables, gran parte de una

coraza dorsal, placas del escudete cefálico, parte distal del tubo caudal; **CC 677**, coraza y parte de la pelvis fusionada, hemimandíbula izquierda, atlas y fragmentos de anillos caudales; **CC 480**, parte anterior de cráneo de un individuo juvenil con los molariformes M1-M 6 y fragmentos de placas; **CC 640**, gran parte lateral de coraza y numerosas placas sueltas; **FMNH 14522**, tubo caudal; **FMNH 14367**, coraza dorsal; **FMNH 14501**, cráneo, pelvis, porciones de los anillos caudales y de la coraza dorsal y tubo caudal, húmero, fémur y huesos de los pies; **PVL 375**, cráneo, coraza dorsal y tubo caudal completos; **PVL 3252**, rama mandibular izquierda con parte de la rama ascendente rota.

**Diagnosis.** Hoplophorini con la coraza de forma algo más globosa que la de *Neosclerocalyptus*, de perfil intermedio entre la de esta última especie y *Glyptodon* (coraza alta y de perfil convexo), compuesta por 39-45 hileras transversales de placas en los laterales. Placas laterales de la coraza con las figuritas periféricas proximales más grandes que las distales, generalmente en número de tres o cuatro. En juveniles, cada placa con la figura central cóncava, rasgo que se va perdiendo con la edad, hasta llegar a poseer una superficie cercanamente plana, o con una concavidad poco evidente. Cráneo de contorno general similar al de *Plohophorus figuratus* Ameghino, y más alto que el de *Eosclerocalyptus tapinocephalus* (Cabrera), sobre todo en su región parieto-occipital, que presenta, además, una fuerte cresta sagital, de tamaño y forma similares a la observadas en *Neosclerocalyptus pseudornatus* y *N. ornatus*. Arcos cigomáticos más altos, robustos y rectos que los de *E. tapinocephalus*, parecidos a los de *N. pseudornatus* y *N. ornatus*, con la región media y posterior del cráneo también de morfología parecida a la de estas dos últimas especies. Procesos descendentes de los maxilares de conformación más robusta que los de *E. tapinocephalus*, casi iguales a los de *N. pseudornatus*. Proyección del plano del foramen infraorbitario coincidente con el límite M3-M4, a diferencia de *Neosclerocalyptus*, que se encuentra a nivel del M3. Borde alveolar de los maxilares sigmoideo y alto, especialmente en su tercio posterior. Frontales y nasales sin evidencias de neumatización, con el plano fronto-nasal inclinado hacia abajo, aunque no tanto como en *Plohophorus figuratus*, y con la abertura nasal de forma trapezoidal (semejante a la de *P. figuratus*), con el borde superior más ancho que el inferior. Molariformes M1 y M2 de sección elíptica, con su eje mayor dispuesto paralelo al plano sagital y sin vestigios de lobulación; M3 con lobulación incipiente del lado lingual; M4 similar al análogo de *Neosclerocalyptus*, pero con el primer lóbulo notablemente inclinado en sentido lingual; M5-M8 sin diferencias significativas con los de *Neosclerocalyptus*. Mandíbula con la rama ascendente notablemente extendida en sentido anteroposterior, principalmente a

nivel alveolar, más inclinada hacia delante que en *Neosclerocalyptus*, y con el borde inferior de la rama horizontal muy convexo; los dos primeros molariformes de sección elíptica, el resto trilobulados, también similares a los de *Neosclerocalyptus*. Escudete cefálico con su mitad proximal mucho más ancha que la distal, de contorno subtriangular, y compuesto por muchas menos placas que en *Neosclerocalyptus* (alrededor de 40-45), aunque ubicadas con una disposición similar y sin vestigios de figuritas periféricas; en su lugar se encuentra una hilera de perforaciones de gran tamaño. Cada una de las placas del escudete puede ser plana, a semejanza de *E. tapinocephalus*, o poseer de una a cuatro elevaciones pequeñas en forma de tubérculos. Cola compuesta, al igual que en *Neosclerocalyptus*, por cuatro o cinco anillos y un tubo caudal cilíndrico-cónico, algo aplastado dorso-ventralmente, de aspecto muy semejante al de este último género, pero de menor tamaño y con una sola hilera de figuritas periféricas alrededor de cada figura central.

**Distribución cronológica y geográfica.** Mioceno tardío-Plioceno temprano (Huayqueriense-Montehermosense) (Cuadro 2). Provincias de Santiago del Estero, Tucumán y Catamarca (Argentina) (Mapa 2). La cita de Tauber (2003 y 2005) de esta especie para la Sierra de Velasco (Mioceno tardío de La Rioja) corresponde a una sola placa. La ausencia de caracteres diagnósticos impide su asignación específica.

**Aspectos históricos y taxonómicos.** La historia de este taxón es compleja. Los primeros registros concretos de Hoplophorini del “Araucanense” corresponden a Moreno y Mercerat (1891), quienes dieron a conocer de manera muy breve y ambigua una nueva especie, que equivocadamente asignaron al género *Neuryurus* Ameghino 1889 (*N. proximus* Moreno y Mercerat, 1891). El holotipo de esta especie (parte anterior del cráneo junto con la hemimandíbula izquierda) fue posteriormente transferida por Lydekker (1894) a *Plohophorus ameghini* Ameghino, 1887. Luego, Cabrera (1944), trabajando con materiales más completos, incluyó esta especie dentro de su género *Hoplophractus* Cabrera, 1939, reconociendo la especie *H. proximus* Cabrera, 1944. A pesar de esto, la mayoría de los caracteres diagnósticos dados por este autor (e.g. altura y diámetro transversal de la región posterior del cráneo) no pueden ser considerados válidos, ya que el cráneo sobre el que basó mayormente su descripción se encuentra incompleto y algo deformado. Castellanos (1940) nunca aceptó la validez de este género y lo consideró, sin una adecuada fundamentación, sinónimo del Plohophorini *Stromaphoropsis* Kraglievich, 1932. Más recientemente, Perea (2005) incluyó el género

*Hoplophractus* dentro de *Eosclerocalyptus* C. Ameghino, 1919, por lo que *Hoplophractus* debe ser considerado un sinónimo *junior*.

Por otro lado, Rovereto (1914) reconoció, a partir de una porción latero-anterior de coraza dorsal proveniente del Valle de Santa María, Catamarca, una nueva especie, inicialmente incluida dentro del género *Sclerocalyptus*: *S. planus* Rovereto, 1914. Cinco años después, C. Ameghino (1919) fundó un nuevo género y especie: *Eosclerocalyptus lilloi* C. Ameghino, 1919, basándose en un ejemplar consistente en una coraza dorsal casi completa, un cráneo (con cierto grado de compresión lateral) y un tubo caudal, todos provenientes de la localidad de La Hoyada, Catamarca. Previamente F. Ameghino (1891) había aludido somera y erróneamente a estos restos como pertenecientes a *Hoplophorus ameghini* Moreno, 1882 (= *Phlyctaenopyga ameghini* Ameghino, 1887, Plohophorini) y provenientes del valle del Tafi, Tucumán (Cabrera, 1944). Tal como sostuvo Cabrera en su momento (1944), el estudio comparado de los materiales tipo de *Sclerocalyptus planus* y de *Eosclerocalyptus lilloi* indica claramente que ambos pertenecen a una misma especie, que por prioridad debe nominarse como *Eosclerocalyptus planus* (Rovereto), situación con la que Castellanos (1948) nunca se mostró de acuerdo. En efecto, el estudio comparado entre el holotipo de “*Sclerocalyptus*” *planus* (MACN 2939: un gran fragmento de la región escapular derecha de una coraza dorsal) y el de *Eosclerocalyptus lilloi* (MACN 4853: cráneo sin mandíbula, algunas vértebras caudales, coraza dorsal y tubo caudal) indica que no es posible observar ninguna diferencia en la ornamentación de la coraza dorsal entre ambas especies.

Posteriormente, Castellanos (1948) encontró nuevos restos a base de los cuales nominó un nuevo género y especie de Hoplophorini, *Eosclerophorus paulacoutoi* Castellanos, 1948, cuyo tipo consiste en una gran porción de coraza dorsal, la extremidad distal del tubo caudal, ambos húmeros y fémures incompletos y numerosos fragmentos del esqueleto postcraneano. Los restos proceden del “Araucanense” medio (*sic*, Castellanos, 1948) del Valle de Santa María, Catamarca. En esa contribución Castellanos (1948) llevó a cabo un minucioso estudio comparativo, particularmente a nivel de la coraza dorsal, entre este nuevo taxón y una coraza asignada a *Eosclerocalyptus* (CC 677). En este contexto, las diferencias observadas por Castellanos (1948) en las placas son mínimas, y están restringidas a diferencias de pocos milímetros en el diámetro de las placas y/o de las figuras centrales. La presencia o no de concavidad en la figura central de cada placa (principal rasgo diagnóstico de *E. paulacoutoi*) tampoco puede ser considerada como una evidencia válida, en tanto está vinculada ciertamente al estado



ontogenético en todos los Hoplophorini en los cuales este carácter ha podido ser estudiado (en los ejemplares de mayor tamaño de cada especie, la figura central tiende a ser plana). A su vez, la morfología general de la coraza resulta idéntica a la de *Eosclerocalyptus*. Incluso, esta notable similitud es aceptada por el mismo Castellanos en algunos pasajes, cuando sostiene que “...estas placas são semelhantes às figuradas por Rovereto, lám. VII, fig. 2 (*E. planus*)...” (Castellanos, 1948: 4). A nivel del tubo caudal, Castellanos (1948: 6) menciona la notable ausencia de figuritas periféricas en el extremo distal, pero soslaya el hecho de que este material fue parcialmente reconstruido y que este carácter ha sido observado en otros tubos caudales de *Eosclerocalyptus* (e.g. **PV-UNS 260**). El fémur derecho, aunque parcialmente reconstruido, particularmente a nivel de la epífisis proximal y en el tercio distal de la diáfisis, resulta casi idéntico morfológicamente al de *E. tapinocephalus* (**PV-UNS 260**). La cabeza femoral presenta un mayor diámetro anteroposterior que transversal, como en *Neosclerocalyptus*, en tanto que su superficie articular muestra un contorno subtriangular, como en *E. tapinocephalus*. El trocánter mayor se ubica más proximalmente que la cabeza femoral. Comparado con *Neosclerocalyptus* y *Panochthus* el tercer trocánter se ubica más proximalmente, como en *E. tapinocephalus* y *Propalaehoplophorus australis*. En vista posterior, se observa que la diáfisis es plana, y sin accidente de relevancia, similar a lo observado en *E. tapinocephalus* y *Neosclerocalyptus*. El húmero muestra, de igual modo, notables afinidades morfológicas con aquél referido a *E. tapinocephalus*.

En síntesis, hasta la realización de este trabajo de tesis doctoral se reconocían tres especies de Hoplophorini en el Mioceno tardío-Plioceno del noroeste de la Argentina: *Hoplophractus proximus*, *Eosclerocalyptus planus* y *Eosclerophorus paulacoutoi*. Este estudio ha puesto de relieve que los tres taxones deben ser referidos a uno solo, que por prioridad debe nominarse *Eosclerocalyptus proximus* (Moreno y Mercerat, 1891).

### Descripción anatómica

**Cráneo.** Similar al de *Plohophorus figuratus* y claramente diferente del de *Eosclerocalyptus tapinocephalus* porque su región parieto-occipital es mucho más elevada en referencia al plano palatal (láms 4 y 5, fig C). En vista lateral, los arcos cigomáticos son altos, cortos y rectos, a diferencia de los de *E. tapinocephalus*, que descienden a nivel de escotadura orbitaria y son menos robustos. La región parieto-occipital es muy elevada con respecto al resto de cráneo y presenta una morfología semejante a la de *Neosclerocalyptus pseudornatus* y *Neosclerocalyptus ornatus* (láms.

4 y 5, fig. C). La escotadura orbitaria es de contorno semicircular y tiene la misma conformación que en *N. pseudornatus*, aunque con un notable reborde óseo en el borde inferior. El tubérculo lacrimal está bien desarrollado, al igual que los procesos descendentes de los maxilares, que no presentan características de relevancia y son muy similares a los del género *Neosclerocalyptus*. Nasaes sin expansión lateral ni neumatización, a diferencia de lo que sucede en las especies de *Neosclerocalyptus*. Otro aspecto interesante es la forma del borde alveolar de los maxilares que, como ya lo notaron C. Ameghino (1919) y Cabrera (1944), presentan una clara curva sigmoidea que desciende notablemente hacia atrás, fenómeno que determina la gran altura, sobre todo en la parte más posterior (láms. 4 y 5, fig. C). En vista frontal, las aberturas nasales presentan un contorno cordiforme. Toda la zona naso-frontal se inclina hacia abajo, pero en menor grado que en *Plohophorus*. Las escotaduras orbitarias, especialmente en su mitad inferior, se encuentran algo giradas hacia afuera. En vista dorsal, y a nivel de la mitad posterior del cráneo, existe una fuerte cresta sagital, que nace en la unión de las crestas nucas del supraoccipital, y que a nivel medio de los frontales se bifurca para terminar de cada lado en la apófisis postorbitaria, tal como sucede en *Neosclerocalyptus* (láms 4 y 5, fig. B). Toda esta región parietal se encuentra fuertemente perforada y con surcos seguramente vasculares. Asimismo, es posible que haya existido una varilla ósea (desde el proceso postorbital del frontal y hasta el proceso postorbital del yugal) que cerraba por detrás la órbita, mientras que el estrechamiento postorbitario está más acentuado que en *Eosclerocalyptus tapinocephalus* (láms. 4 y 5, fig. B). En vista posterior, se observa que el foramen *magnum* es de sección elíptica, con su eje mayor dispuesto en sentido horizontal, tal como sucede en las especies ensenadenses de *Neosclerocalyptus*. En vista oclusal (láms. 4 y 5, fig. D), se advierte que los forámenes infraorbitarios son de pequeño diámetro, similares en aspecto a los presentes en *N. pseudornatus*; tienen, asimismo, una ubicación más interna y ventral que en *E. tapinocephalus*. A diferencia de lo que sucede en esta última especie, no es posible visualizar ninguna cresta en la cara posterior de la apófisis cigomática. El paladar presenta, en algunos ejemplares, una importante cantidad de forámenes, que se ubican a ambos lados de las series dentarias. El M1 es de clara sección elíptica, a diferencia de *E. tapinocephalus*, en el que este diente es de contorno más isodiamétrico. El M2 es más elongado y tiene un aspecto similar al M1 de algunos ejemplares de *Neosclerocalyptus ornatus* y *N. pseudornatus*, y al M3 de *Propalaehoplophorus* Ameghino 1887. El M3, muy parecido al M5 de *Propalaehoplophorus*, se caracteriza porque su borde labial no

presenta surcos, en tanto que del lado lingual hay dos poco profundos que dividen al molariforme en tres lóbulos. El M4 es similar, pero la trilobulación es aún más marcada y, al igual que en el caso anterior, el primer lóbulo está marcadamente dirigido hacia dentro; ambos dientes son similares al M2 de las especies ensenadenses de *Neosclerocalyptus* (*N. pseudornatus* y *N. ornatus*). Del M5 al M8, los molariformes poseen una morfología similar. A este nivel, casi no se observan diferencias importantes con los molariformes homólogos de *Neosclerocalyptus* y *Eosclerocalyptus tapinocephalus*, aunque en *Eosclerocalyptus proximus* la cara lingual del primer lóbulo tiene un desarrollo más marcado que el labial (**Cap. 9, Tabla 1**).

**Mandíbula.** Se caracteriza por su gran robustez y similitud a la de *Propalaehoplophorus*. Las ramas ascendentes están muy extendidas anteroposteriormente, especialmente a nivel del proceso angular, y se encuentran bien inclinadas hacia delante, aún más que en *Neosclerocalyptus* (lám. 3, fig. D). Su cara lingual se caracteriza por poseer una evidente concavidad en su porción más basal, que en la cara externa se manifiesta como una fuerte convexidad. Si bien no existen mandíbulas completas, en al menos un ejemplar (**CC 703**) la escotadura sigmoidea parece haber sido más amplia y más baja que la de *Neosclerocalyptus*. El cuerpo mandibular es también proporcionalmente más robusto, grueso y alto que en *Neosclerocalyptus*. Mientras que en este último género el borde inferior es, en su parte media, relativamente recto, en *Eosclerocalyptus proximus* se observa una marcada convexidad (que otorga al cuerpo mandibular una gran altura) (lám. 3, fig. D). En lo que respecta a la dentición, el m1 es de sección casi circular, en tanto que el m2 es mucho más elongado y similar al m1 de *Neosclerocalyptus* (que es levemente bilobulado), con el primer lóbulo dirigido lingual y el segundo labialmente. El m3 es trilobulado; los surcos que separan los lóbulos están mucho más marcados del lado labial y presenta una clara similitud con el m2 de algunos ejemplares de *N. ornatus* y *N. pseudornatus*. Del m4 hasta el m8 se mantiene la misma conformación, pero la trilobulación es cada vez más evidente, y en todos los casos el lado labial del último lóbulo está levemente más desarrollado que el lingual, a diferencia de *Neosclerocalyptus*, en donde ambos lados tienen un desarrollo equivalente (**Cap. 9, Tabla 2**).

**Escudete cefálico.** Presenta un contorno subtriangular, ya que es más angosto distal que proximalmente (**Cap. 9, Tabla 3**). Todo el escudete se encuentra rodeado por una hilera de placas pequeñas. Está compuesto por alrededor de 40 placas que se ubican casi simétricamente al eje longitudinal y disminuyen de tamaño desde el centro hacia la

periferia (lám. 6, fig. A). Las de mayor tamaño se encuentran ubicadas en la mitad posterior, y de ellas la más grandes están localizadas a nivel de la mitad del borde posterior en todos los ejemplares estudiados; además, son también las que pueden llevar el mayor número de tubérculos (hasta cuatro). Cada placa presenta de cinco a siete lados, y las más periféricas tienden a ser más circulares; la superficie dorsal es rugosa, convexa y puede llevar una pequeña elevación en su parte central en forma de tubérculo, rasgo que lo diferencia de *E. tapinocephalus*, cuyas placas son siempre lisas. En algunos casos el número de tubérculos puede aumentar hasta cuatro (un par anterior y otro posterior). En el borde de cada placa existe una hilera muy marcada de pequeños orificios (pilíferos?), de tal modo que entre placa y placa existen dos hileras. A diferencia de lo que se puede observar en ciertos ejemplares del género *Neosclerocalyptus*, tanto ensenadenses, bonaerenses como lujanenses, no existe ningún vestigio de figuritas periféricas (lám. 6, fig. A).

**Húmero.** Se preservan ambos húmeros de un ejemplar juvenil, pero en mal estado de conservación (CC 676). La diáfisis presenta la típica conformación prismática-triangular de los Glyptodontidae Hoplophorini, similar a la de los *Propalaehoplophorinae*. El borde posterior de la diáfisis es saliente y convexo, y forma a aproximadamente a nivel de la mitad de la longitud total del hueso una expansión ósea que se extiende hasta el epicóndilo, como en *Propalaehoplophorus*. La impresión deltoidea, aunque sólo parcialmente completa, muestra su borde posterior convexo. En la epífisis distal se observa la existencia del foramen entepicondiliano.

**Fémur.** Se encuentra parcialmente reconstruido, particularmente a nivel de las epífisis. Es similar al de *Eosclerocalyptus tapinocephalus* y *Neosclerocalyptus*. La cabeza femoral presenta un mayor diámetro anteroposterior que transversal, como en *Neosclerocalyptus*, en tanto que su superficie articular muestra un contorno subtriangular, como en *E. tapinocephalus*, *Neosclerocalyptus* y *Propalaehoplophorus*. A su vez, el trocánter mayor se ubica más proximalmente que la cabeza femoral, como en *Propalaehoplophorus*. Distalmente, la diáfisis adquiere un contorno cercanamente circular, alcanzando su diámetro mínimo inmediatamente por arriba del tercer trocánter. Comparado con *Neosclerocalyptus* y *Panochthus* el tercer trocánter se ubica más proximalmente, como en *E. tapinocephalus* y *Propalaehoplophorus australis*. En vista posterior, se observa que la diáfisis es plana, y sin accidente de relevancia, similar a lo observado en *E. tapinocephalus* y *Neosclerocalyptus*.

**Coraza dorsal.** Mide, en promedio, unos 900 mm de largo (**Cap. 9, Tabla 4**), y está compuesta, al igual que en *Neosclerocalyptus*, aproximadamente por 40-45 hileras transversales de placas. La parte media posterior es algo más elevada que la anterior. Como ya se ha mencionado, tiene una forma algo globosa (lám. 6, fig. B). La figura central de las placas puede variar de plana a ligeramente cóncava o inclusive levemente convexa; estas variaciones pueden presentarse en distintas regiones de una misma coraza, contradiciendo las observaciones de Cabrera (1944), quien sostenía que la presencia de figuras centrales cóncavas era un rasgo diagnóstico de *Eosclerocalyptus planus*, en tanto que su ausencia era característica de *E. proximus*. La escotadura caudal está bordeada por unas 24 placas, más grandes hacia el plano sagital, son isodiamétricas, cuadrangulares o pentagonales. En el borde posterior de cada placa, tal como se observa en *Neosclerocalyptus*, no existen figuritas periféricas, en tanto que las figuritas periféricas laterales suelen estar poco desarrolladas. Hacia el borde proximal existe una hilera bien desarrollada de figuritas y, en algunos casos (e.g. *N. pseudornatus* y *N. ornatus*) puede existir una segunda hilera, de modo tal que entre dos figuras centrales contiguas pueden intercalarse hasta tres hileras de figuritas periféricas, ya que una es compartida. Las placas más laterales que bordean la escotadura caudal son más rectangulares, con su eje mayor dispuesto en sentido anteroposterior. En este sentido, cabe consignar que esto fue erróneamente considerado por Cabrera (1944: 23) como un carácter diagnóstico de *E. proximus*, ya que supuso que esta morfología se extendía a lo largo de toda la escotadura. Por delante de la escotadura caudal, las placas son de mayor tamaño, de forma mayormente pentagonal o hexagonal y con la figura central con su eje mayor ubicado en sentido transversal. El número de figuritas que rodea a la figura central puede variar entre 10 y 13. En la región centro-dorsal de la coraza, las placas son más pequeñas, con las figuras centrales circulares y rodeadas por 9 a 11 figuritas. En los laterales de la coraza, las placas disminuyen aún más de tamaño, son cuadrangulares, pentagonales o, más raramente, hexagonales. Las figuritas periféricas correspondientes al borde proximal tienen un grado de desarrollo mayor que las laterales y distales, y su número es de tres a cuatro. Este rasgo primitivo se observa a lo largo de las partes laterales de la coraza y se conserva de manera muy vestigial en algunos sectores homólogos de la coraza de *N. pseudornatus*, en tanto que en las especies más recientes de *Neosclerocalyptus* se pierde por completo. La región anterior de la coraza tiene, en su parte dorsal, placas con una gran figura central en detrimento de las periféricas. Hacia los laterales, las placas se achican y son pentagonales o hexagonales.

**Anillos caudales.** Si bien no se conservan completos, el número anillos podría haber sido de hasta cuatro. Cada anillo está constituido, al igual que en *Neosclerocalyptus* y *Plohophorus*, por dos hileras de placas. La hilera distal está compuesta por placas en su mayoría pentagonales y con una gran figura central, que es claramente circular en los anillos de menor diámetro, y elíptica en los de mayor diámetro (con su eje mayor ubicado en sentido transversal) y con la superficie dorsal algo convexa. Cada una de estas figuras centrales se encuentra rodeada, hacia los lados, por tres o cuatro figuritas que, en algunos casos, están bien desarrolladas, en tanto que en el borde posterior no es posible observar ninguna de ellas; hacia el borde anterior de cada figura, existen tres o cuatro figuritas periféricas de gran tamaño. En general, la ornamentación de estas placas muestra semejanza con aquéllas de la coraza dorsal de los Glyptatelinae.

La hilera proximal está compuesta por placas en su mayoría rectangulares, que tiene una figura central más alargada, con su superficie dorsal plana. En el borde distal de cada figura casi no existen indicios de figuritas periféricas, que sí están presentes en los laterales y en el borde proximal; en muchas de las placas hay una hilera accesoria de figuritas periféricas de pequeño tamaño. Proximalmente, se encuentra la región de articulación con el anillo anterior, que está formada por una parte en forma de tecla, cuya zona media tiene un surco con numerosas perforaciones (vasculares?) de gran diámetro; en su último tercio proximal, cada placa se adelgaza y se inclina hacia afuera, de tal modo que forma una estructura a modo de reborde que impide los desplazamientos de los anillos caudales hacia atrás. Esta estructura es más evidente en los anillos más pequeños y está mucho más desarrollada que en *Neosclerocalyptus*, en donde es apenas visible.

**Tubo caudal.** Es semejante al de *Neosclerocalyptus*, aunque de menor tamaño, ya que su longitud varía entre los 350 mm y 400 mm. (**Cap. 9, Tabla 5**) Exhibe una forma cilindro-cónica, algo deprimida y su diámetro va disminuyendo distalmente, hasta terminar en una punta roma y algo deprimida (lám. 6, figs C y D). En su extremo proximal, el tubo es de sección casi circular, pero distalmente el diámetro transversal aumenta y disminuye el dorsoventral, por lo que el tubo se hace deprimido. Se distingue claramente del de *Plohophorus* porque en este último taxón el tubo es claramente cónico-cilíndrico en toda su extensión (Ameghino, 1889; Ameghino, 1895; Pascual *et al.*, 1966) y las figuras laterales no están tan diferenciadas como en *Eosclerocalyptus proximus*. En la cara dorsal (lám. 6, fig. C), las figuras centrales (circulares o subcirculares) de las placas están rodeadas por una fila de figuritas periféricas bien

desarrolladas pentagonales o hexagonales, son elípticas proximalmente y circulares en el extremo distal. Esta característica lo distingue de *Plohophorus*, en donde la mayoría de las figuras son elípticas y, en general, de menor tamaño. A diferencia de *Neoscleocalyptus*, siempre se observa una sola hilera de figuritas entre dos figuras centrales contiguas (lám. 6, fig. C). Tanto la figura central como las periféricas tienen una superficie dorsal lisa y plana. Ventralmente, las figuras centrales tienden a ser de mayor tamaño, especialmente las tres más posteriores, y el número y desarrollo de las figuritas periféricas disminuyen notablemente. Lateralmente (lám. 6, fig. D), existen seis grandes figuras elípticas, con su eje mayor orientado en sentido disto-proximal, y que aumentan de tamaño en sentido distal, tal como sucede en *Neosclerocalyptus*. Ellas ocupan aproximadamente los dos tercios posteriores del tubo caudal. Estas figuras están separadas entre sí por una hilera de figuritas, aunque en algún ejemplar es posible observar que, entre la última y la penúltima, ellas no existen. En los demás aspectos, no existen mayores diferencias con los tubos caudales de *Neosclerocalyptus*.

### **Distribución geográfica y estratigráfica**

La geología, estratigrafía y paleontología del área de donde provienen los materiales aquí analizados fue intensamente estudiada desde finales del siglo XIX por numerosos autores (Ameghino, 1889, 1891b; Riggs y Patterson, 1939; Cabrera, 1944; Castellanos, 1946 (a y b), 1947; Frenguelli, 1937; Tapia, 1941; Buttler *et al.*, 1984; Marshall y Patterson, 1981 y la bibliografía allí citada). Asimismo, el área en general constituye uno de los yacimientos del Terciario tardío con mayor riqueza paleofaunística de Argentina (Marshall y Patterson, 1981; Bossi y Gavrilloff, 1998).

Los primeros estudios geológicos y paleontológicos sistemáticos fueron realizados por Doering (1882), quien reconoció un solo “horizonte” al que denominó “Araucano”. Tiempo después, autores como Ameghino (1906), Rovereto (1914) y Kraglievich (1934) observaron, al igual que Doering (1882), un único “horizonte” que, siguiendo la nomenclatura propuesta inicialmente por ese autor, llamaron “Araucanense”. Años más tarde, Frenguelli (1937), en un voluminoso trabajo, concluyó que allí era posible observar tres grandes “horizontes”: Araucanense inferior, medio y superior. Posteriormente, Riggs y Patterson (1939) reconocieron, a base de su contenido paleofaunístico y a los estudios estratigráficos realizados previamente por Stahlecker en 1926 (ver Riggs y Patterson, 1939; Marshall y Patterson, 1981), dos “horizontes” bien definidos, los que fueron nominados como “Araucanense” y “Corral Quemado”. Cabrera (1944) se mostró

en claro desacuerdo con esa postura, basándose en que la fauna en general, y en particular las especies de Glyptodontidae por él reconocidas eran las mismas en ambos “horizontes”. También sugirió que estos dos “horizontes” corresponderían al “Araucaniano medio” y “Araucaniano superior” de Frenguelli (1937), respectivamente. Más recientemente, autores como Bossi y Palma (1982), Bossi *et al.*, (1987) están de acuerdo en reconocer la existencia de dos formaciones:

**A)** la Formación Andalhuala (ver Kraglievich, 1952; Galván y Ruiz Huidobro, 1965), definida sobre la localidad de Andalhuala, valle de Santa María, Catamarca (26° 52' S y 66° 02' O; Garvirloff y Bossi, 2004), que ha sido objeto de numerosos estudios bioestratigráficos y cronoestratigráficos (ver Marshall y Patterson, 1981; Buttler *et al.*, 1984; Latorre *et al.*, 1997, etc.) y que corresponde al “Araucanense” *s.s.* de Riggs y Patterson (1939). Es, además, la de mayor potencia y contenido paleontológico (ver Marshall y Patterson, 1981; Esteban, 1998). Sedimentológicamente está compuesta por *“areniscas medianas a gruesas, areniscas conglomerádicas gris claras, macizas o con estratificación cruzada en conjuntos de 3 a 10 metros que alternan con otros limoso-arenosos gris pardo amarillentos o rojizos, macizos, bioturbados...”* (Bossi y Gavriloff, 1998: 99-100) En la actualidad se propone que posee una antigüedad correspondiente al Huayqueriense (Mioceno tardío) (Pascual y Odreman Rivas, 1971; Esteban, 1998). La edad de la Formación Andalhuala ha sido estimada tentativamente en 7 Ma a 3.54 Ma (Buttler *et al.*, 1984; Bossi *et al.*, 1987; Bossi y Gavriloff, 1998; Gavriloff, 2000; Herrera y Ortiz, 2005), lo que podría implicar un diacronismo parcial con la edad estimada para el Huayqueriense (aprox. 8.7 – 6.9 Ma; Cione y Tonni, 2001). Esta problemática ha tratado de ser explicada en función de hipotéticos casos de aislamiento y persistencia ulterior de elementos faunísticos por factores geológicos y/o climático-ambientales (ver Bossi y Gavriloff, 1998).

**B)** La Formación Corral Quemado, definida para la localidad de Puerta de Corral Quemado (Marshall y Patterson 1981), es la única localidad fosilífera conocida para esta formación (ver Bossi y Gavriloff, 1998). De acuerdo a Bossi y Gavriloff (1998: 103), en el valle de Santa María los conglomerados son finos y fundamentalmente metamórficos, mientras que en los Corrales la sucesión se inicia con conglomerados poligénicos redondeados (andesitas y basaltos lávicos) y finaliza con conglomerados redondeados con 50% de vulcanitas. La matriz puede variar de gris claro a amarillo grisáceo claro. De modo tentativo se le ha asignado una Edad Montehermosense temprana (Pascual y Odreman Rivas, 1971; Marshall *et al.*, 1983), aunque Simpson (1940) sostuvo una



antigüedad correspondiente al Huayqueriense (ver Tonni *et al.*, 1992). En este sentido, es importante resaltar que todavía no se han hallado fósiles típicamente montehermosenses (Cione y Tonni, 1995). Esta unidad posee una edad cercana a los 3.54 Ma (Buttler *et al.*, 1984); sin embargo, hay dataciones de la base de la formación que varían entre los 4.61 y 4.83 Ma (Strecker *et al.*, 1989; Bossi y Gavriloff, 1998), en tanto que las más modernas se ubican alrededor de los 2.9 Ma (Bossi y Gavriloff, 1998) o incluso más jóvenes (2.4 Ma? ; *sic* Bossi *et al.*, 1987).

En este contexto estratigráfico y cronológico, tanto los materiales tipo de las especies estudiadas como la mayoría de los referidos más completos corresponden a colecciones antiguas (cuando sólo se reconocía el “Araucanense” *s.l.*). A esto debe sumársele el hecho de que muchos de los materiales más modernos fueron colectados por autores como Cabrera o Castellanos, quienes no reconocían ninguna diferencia litoestratigráfica o paleofaunística entre lo que ahora se conoce como formaciones Andalhuala y Corral Quemado (“Araucanense” *sensu* Cabrera, 1944). Como consecuencia de estas circunstancias, la procedencia estratigráfica de los taxones sólo puede ser referible al “Araucanense” en sentido amplio, que potencialmente incluiría las edades Huayqueriense y parte del Montehermosense (Mioceno tardío-Plioceno temprano).

Por otro lado, también resulta probable que los registros provengan de ambas unidades, ya que: **a)** la mayor parte de la paleofauna mamaliana asociada es muy semejante y se extiende en ambas unidades (ver Marshall y Patterson, 1981); y **b)** la presencia de registros certeros provenientes de áreas en donde sólo afloran, en principio, sedimentos correspondientes a la Formación Corral Quemado o a la Formación Andalhuala.

### **Contexto paleoclimático y paleoambiental**

Tradicionalmente se ha aceptado que el Huayqueriense (Mioceno tardío; *ca.* 8.8-6.8 Ma) se caracterizó básicamente por la acentuación de las tendencias climático-ambientales y faunísticas aparecidas a comienzos del subciclo Protoaraucaiano (“Friasense” y Chasiquense) (Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990; Pascual *et al.*, 1996). Así, se evidencia en: a) el desplazamiento hacia el noreste de las condiciones ambientales predominantemente templadas a templado-cálidas; b) el inicio de un nuevo ciclo sedimentario extra-patagónico (Pascual y Odreman Rivas, 1973; Pascual y Bondesio, 1982); c) un recambio faunístico por taxones adaptados a ambientes abiertos

de llanura, coincidente con un deterioro climático progresivo y marcado; y d) la ausencia de elementos pansantacrucianos, todavía presentes en el Chasiquense: Peltephilinae, Homalodotheriidae (ver Scillato-Yané, 1977b y c; Bondesio *et al.*, 1980a; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990). Este deterioro ambiental, conducente al establecimiento de condiciones más áridas y frías que las precedentes, habría propiciado el desarrollo de áreas abiertas y la retracción de aquéllas arboladas, para dar paso a lo que Pascual y Bondesio (1982: 29) llamaron justificadamente “Edad de las planicies australes”, que se habría extendido desde los 11 Ma hasta los 3 Ma, abarcando las edades Chasiquense, Huayqueriense, Montehermosense y Chapadmalalense (Pascual *et al.*, 1996). Esta hipótesis encuentra su apoyo en numerosas evidencias, tanto sedimentológicas (Pascual y Odreman Rivas, 1971; Pascual *et al.*, 1996) como paleofaunísticas, ya que, en líneas generales, existe en el registro fósil un importante recambio de taxones de requerimientos ecológicos propios de ambientes arbolados a otros claramente adaptados a ambientes abiertos (Pascual y Bond, 1986; Scillato-Yané, 1986; Vucetich, 1986; Bond, 1986; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990).

Dentro de este escenario, ciertas evidencias indican que durante el Mioceno tardío-Plioceno temprano pudo haber comenzado el proceso de diferenciación de las actuales áreas biogeográficas (Pascual y Odreman Rivas, 1973; Pascual y Bondesio, 1982). Uno de los ejemplos más paradigmáticos está representado por la Formación Ituzaingó (Mioceno tardío-Plioceno; ver Herbst, 2000), en la Mesopotamia argentina, cuya paleofauna muestra una caracterización climática y paleozoogeográfica tendiente a la que presenta en la actualidad (ver, por ejemplo, Argarañaz y Piña, 2000; Piña y Argarañaz, 2000). Coincidentemente, la frecuencia de registros de gliptodontes en general (y de los Hoplophorini en particular) resulta allí notablemente escasa (ver Cione *et al.*, 2000), situación que también se prolonga durante el Pleistoceno (Noriega *et al.*, 2001). Esta selectiva ausencia se hace extensiva al resto los Glyptodontidae, ya que en el “Mesopotamiense” (“Conglomerado osífero” de Formación Ituzaingó) se observa un claro predominio de los Hoplophorinae Palaehoplophorini y Doedicurinae, con formas de gran tamaño (Cione *et al.*, 2000). En el “Araucanense” los Glyptodontidae están también altamente diversificados, pero con un marcada preeminencia de los Glyptodontidae Plohophorini y, en menor medida, de los Hoplophorini, así como el primer registro de un Glyptodontinae (ver Cabrera, 1944).

En este contexto, algunos autores han postulado que durante el Mioceno tardío-Plioceno, en el noroeste argentino podría haber habido un clima algo más benigno que el

actual, con condiciones climáticas semejantes a las presentes hoy en el Dominio Chaqueño (ver Cabrera y Willink, 1973), esto es, áreas abiertas y parcialmente arboladas, caracterizadas por una marcada estacionalidad (ver Menéndez, 1962; Volkheimer, 1971; Pascual y Odreman Rivas, 1971; Scillato-Yané, 1975, 1977b; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990; Latorre *et al.*, 1997). La presencia de ciertos Anfibios (Báez, 1986), Quelonios (*Phrynos* Wagler, 1830; Gasparini *et al.*, 1986) y roedores Equímidos (Vucetich y Verzi, 1995), así como cambios en la composición isotópica de los calcretos (Bossi y Gavrilloff, 1998) se constituyen en sólidas evidencias que sustentan la mencionada hipótesis.

Desde una perspectiva paleobiogeográfica, el “Araucanense” del noroeste argentino parece haber tenido también ciertas peculiaridades, especialmente relacionadas con: **a)** la presencia de algunos taxones endémicos, particularmente entre los Xenarthra Cingulata; ejemplos de ello son *Eosclerocalyptus proximus*, *Paleuphractus* Kraglievich, 1934, *Neophractus* (Esteban y Nasif, 1996) y *Paraeuphractus prominens* (Scillato-Yané, 1975); **b)** la extraordinaria diversidad de taxones y formas ecológicas distintas; **c)** el extenso biocrón que muchas de las especies allí registradas podrían eventualmente haber alcanzado, que abarca ambas unidades geológicas, esto es, las formaciones Andalhuala y Corral Quemado (ver Riggs y Patterson, 1939; Marshall y Patterson, 1981), cuya sedimentación se extendió desde los 7 a 3 Ma aproximadamente (Bossi y Gavrilloff, 1998; Buttler *et al.*, 1984). Este lapso abarca, en la región Pampeana, los Pisos Huayqueriense (ca. 8.7-6.8 Ma), Montehermosense (ca. 6.8-3.9 Ma) y Chapadmalalense (ca. 3.9-3 Ma) (ver Cione *et al.*, 2000).

Por otro lado, es importante resaltar que la sedimentación de ambas unidades coincide temporalmente con una etapa muy dinámica en lo referido a la tectónica de la región (Strecker *et al.*, 1989; Pascual *et al.*, 1996). Esta situación podría haber jugado un importante papel en el parcial aislamiento y fragmentación de la fauna y en el establecimiento de condiciones ambientales particulares, favoreciendo la presencia de taxones endémicos, tal como se observa con *E. proximus*, habida cuenta que, hasta el momento, todos los registros de esta especie están limitados exclusivamente a esta región.

Por último, la posible ausencia de taxones propios del Montehermosense en ambas unidades litoestratigráficas (Cione y Tonni, 1995; Esteban, 1998), ha llevado a sugerir a ciertos autores la posibilidad de que allí se haya desarrollado, aún hasta el Montehermosense (ca. 6.8-3.9 Ma) o incluso hasta el Chapadmalalense (ca. 3.9-3.2 Ma),

una fauna relictual huayqueriense (ver Bossi y Gavriloff, 1998; Gavriloff, 2000). Al respecto, resulta importante señalar que el conocimiento que se tiene acerca de la procedencia estratigráfica exacta de un importante número de taxones de esa región es sumamente escaso, por lo que la hipótesis expuesta precedentemente necesita de mayor evidencia empírica.

### **Holotipos de sinónimos *junior***

*Sclerocalyptus planus* Rovereto, 1914

**Holotipo.** MACN 2939, fragmento de la región escapular derecha de una coraza dorsal.

**Localidad tipo.** Bajo de Andahuala (Catamarca).

**Edad.** Mioceno tardío-Plioceno temprano (“Araucanense”).

*Eosclerocalyptus lilloi* C. Ameghino, 1919

**Holotipo.** MACN 4853, cráneo sin mandíbula, algunas vértebras caudales, coraza dorsal completa y tubo caudal.

**Localidad tipo.** La Hoyada, Departamento Tinogasta (Catamarca).

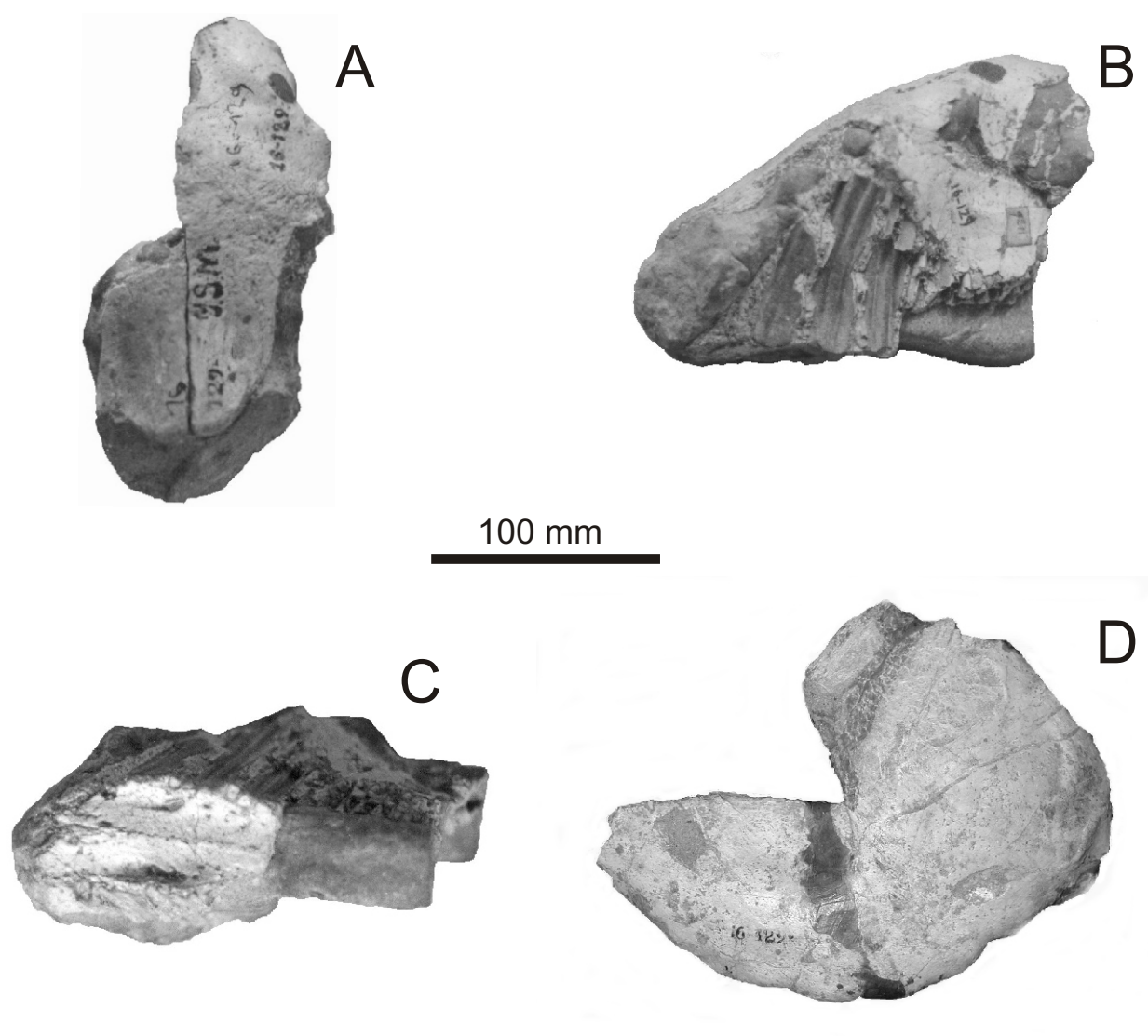
**Edad.** Mioceno tardío-Plioceno temprano (“Araucanense”).

*Eosclerophorus paulacoutoi* Castellanos, 1948

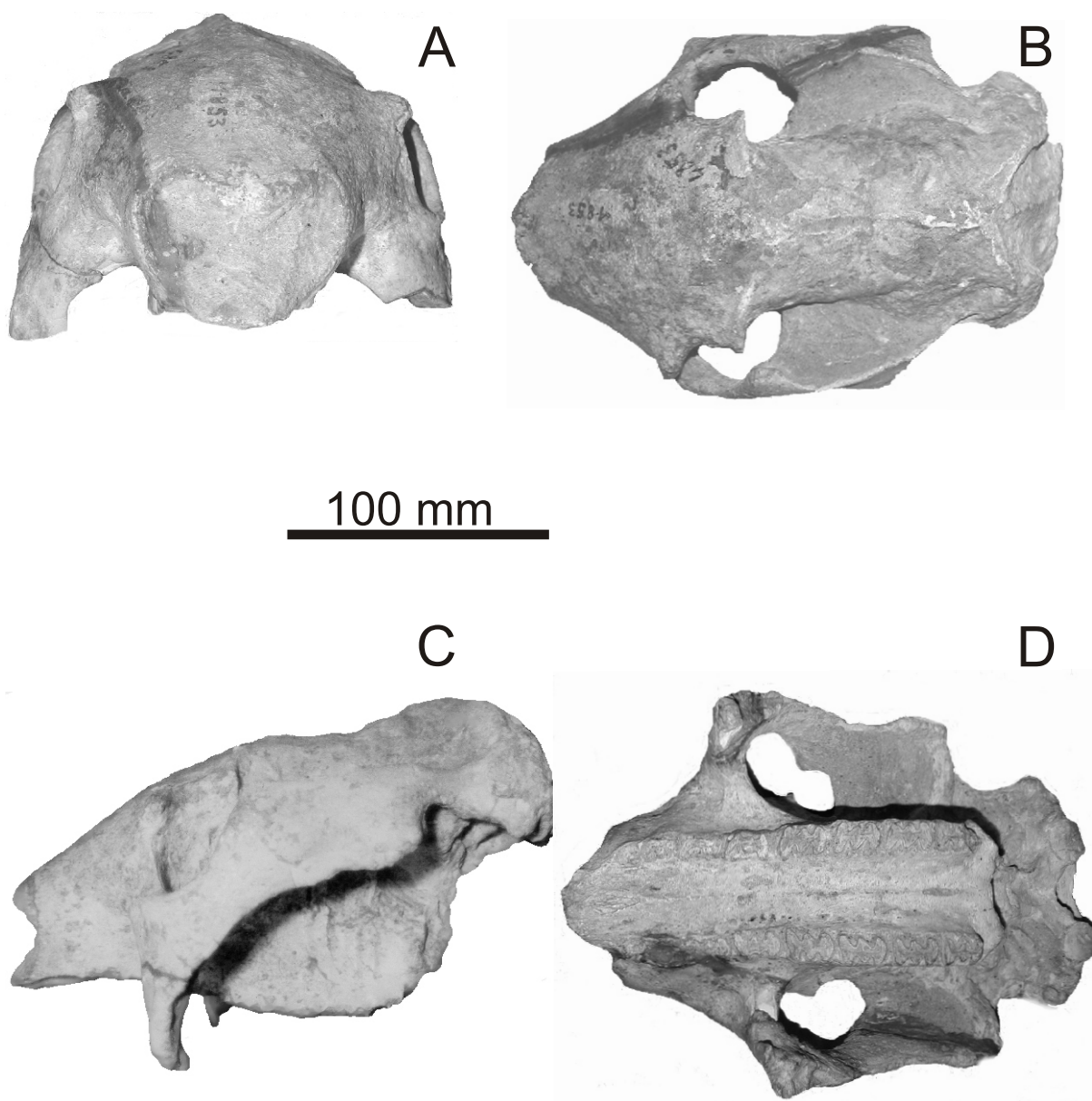
**Holotipo.** CC 676, fragmentos de la cintura escapular, ambos fémures y húmeros incompletos, falanges, vértebras, dos calcáneos incompletos y otros restos inidentificables, gran parte de una coraza dorsal, placas del escudete cefálico, parte distal del tubo caudal.

**Localidad tipo.** Agua Sonadora, Andahuala del Bajo; cerca del camino que corta el río de la Banda. Valle de Yocavil (Catamarca).

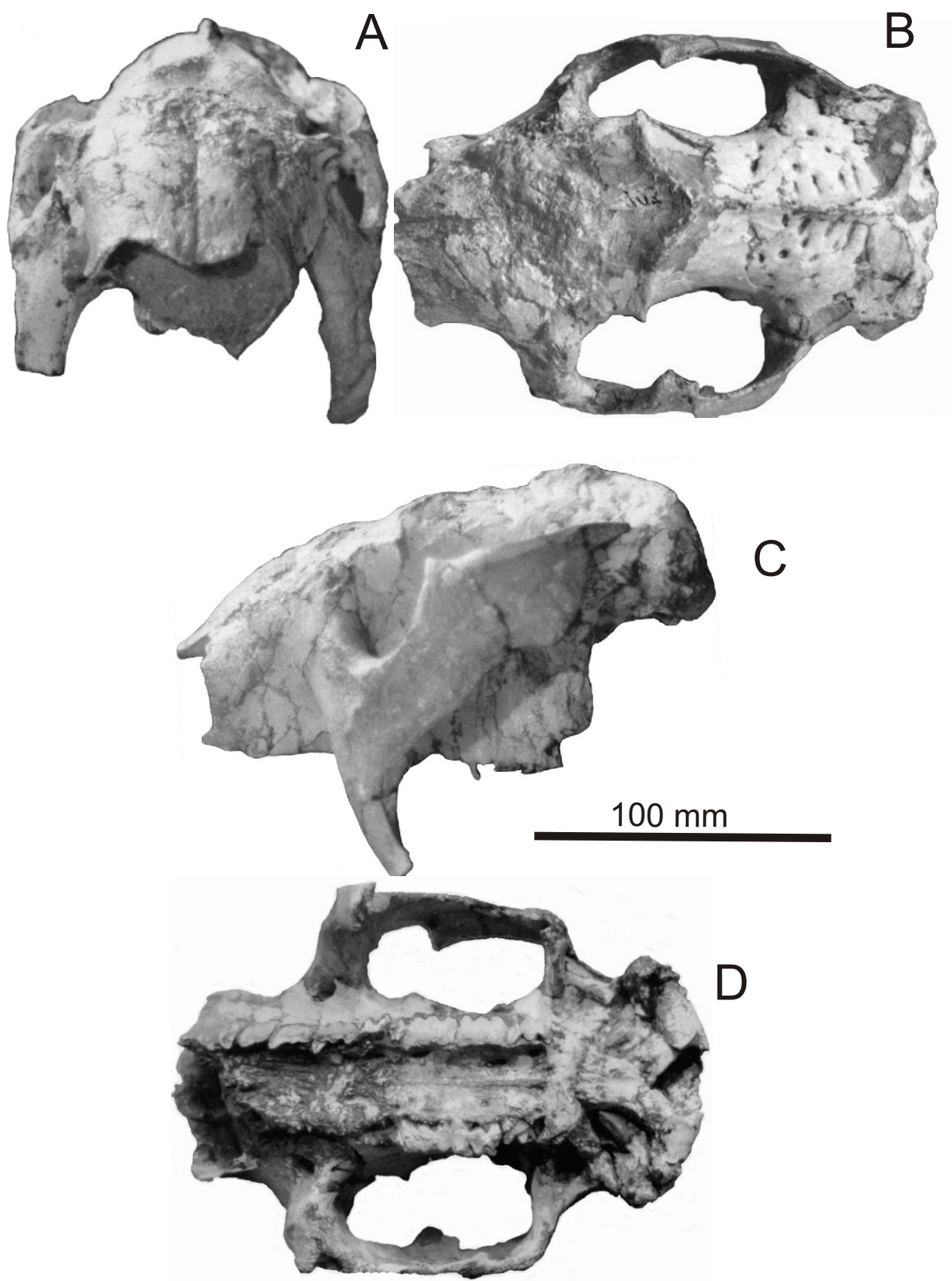
**Edad.** “Araucanense” inferior (*sic*, Castellanos, 1948)



**Lamina 3.** *Eosclerocalyptus proximus* (holotipo; MLP 16 129). **Fig. A**, craneo en vista dorsal; **Fig. B**, en vista lateral izquierda; **Fig. C**, en vista ventral; **Fig. D**, hemimandibula izquierda en vista lateral.

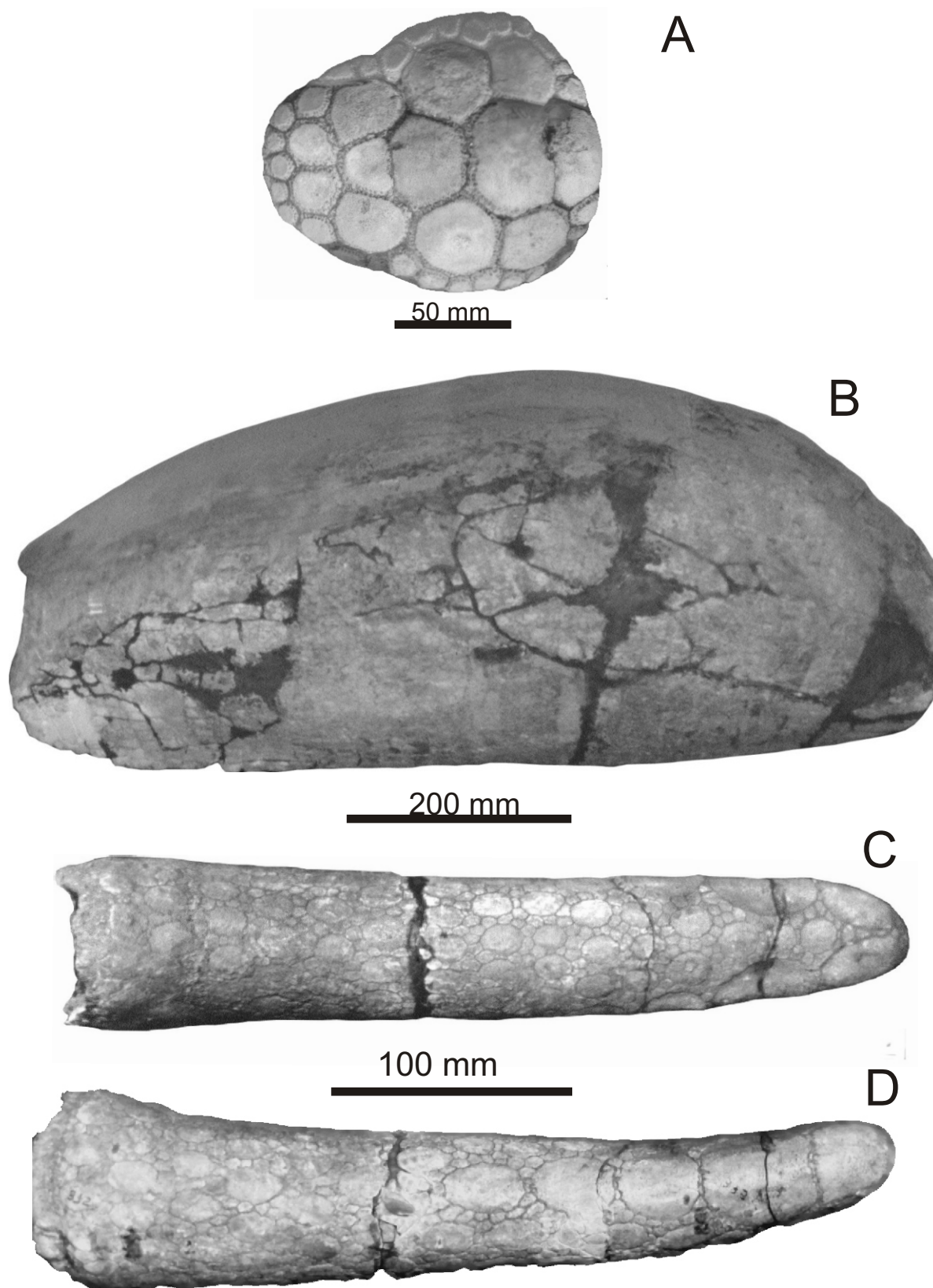


**Lamina 4.** *Eosclerocalyptus proximus* (MACN 4853). **Fig. A**, craneo en vista anterior; **Fig. B**, en vista dorsal; **Fig. C**, en vista lateral izquierda; **Fig. D**, en vista ventral



**Lámina 5.** *Eosclerocalyptus proximus* (CC 703). **Fig. A**, cráneo en vista anterior; **Fig. B**, en vista dorsal; **Fig. C**, en vista lateral izquierda; **Fig. D**, en vista ventral.





**Lámina 6.** *Eosclerocalyptus proximus*. **Fig. A**, escudete cefálico en vista dorsal (CC 703); **Fig. B**, coraza dorsal en vista lateral izquierda; **Fig. C**, tubo caudal en vista dorsal; **Fig. D**, en vista lateral izquierda (PVL 375).



### 3.2.3. *Eosclerocalyptus lineatus* (Ameghino, 1888) n. comb.

*Sclerocalyptus lineatus* Ameghino, 1888

*Hoplophorus lineatus* (Ameghino, 1888)

## Lámina 7

**Holotipo.** MLP (extraviado), fragmento de coraza dorsal; calcotipo, **MACN 1150** (lám. 7, fig. A)

**Localidad tipo.** Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires (38°59'S y 61°18'O).

**Material referido.** FM-05-266, cuatro vértebras caudales, dos fragmentos de arcos hemales y uno del sacro; partes fragmentarias de la cinturas pélvica y dos fragmentos craneanos; coraza dorsal y numerosos fragmentos de placas.

**Diagnosis.** Hoplophorini de menor tamaño que *Neosclerocalyptus*, aproximadamente equivalente a *Eosclerocalyptus proximus* y *Eosclerocalyptus tapinocephalus*. Coraza dorsal de contorno similar a la de *E. tapinocephalus* y *E. proximus*, intermedia entre la de *Glyptodon* (coraza dorsal alta y de perfil superior convexo) y *Neosclerocalyptus* (coraza dorsal baja, subcilíndrica, alargada y de perfil superior casi recto); placas laterales de la coraza con las figuritas periféricas anteriores más grandes que las posteriores, y generalmente en número de tres o cuatro, como en *Eonaucum colloncuranum*, *E. tapinocephalus* y *E. proximus*; forámenes en cada una de las intersecciones del surco que rodea la figura central con los que limitan las periféricas de mayor desarrollo que en la generalidad de los restantes Hoplophorini. Molariformes M6 y M7 sin diferencias con los de *E. tapinocephalus* y *E. proximus*.

**Distribución cronológica y geográfica.** Mioceno tardío-Plioceno temprano (Montehermosense) (Cuadro 2). Farola Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires, Argentina (Mapa 2).

**Aspectos históricos y taxonómicos.** Este taxón fue inicialmente reconocido por Ameghino (1888) como "*Hoplophorus*" (= *Sclerocalyptus*) *lineatus*, dando una muy breve descripción de un pequeño fragmento de coraza dorsal que usó como material tipo. Posteriormente, Ameghino (1889; lám. 64, fig. 7) ilustró el material tipo (e incluyó otros nuevos: **MACN 1147**; Ameghino, 1889; lám. 64, fig. 6). Al mismo tiempo, amplió notablemente la descripción y estableció como caracteres diagnósticos diversos rasgos en la ornamentación de las placas. El material tipo proviene del Montehermosense (Mioceno tardío-Plioceno temprano) de la localidad de Monte Hermoso, aunque no pudo ser

hallado en las colecciones en donde debería estar depositado (MACN). Afortunadamente, en las colecciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” fue encontrado el calcotipo (**MACN 1150**). Los caracteres diagnósticos empleados por Ameghino (1888, 1889, 1895) consisten en detalles de la ornamentación de las placas de la coraza dorsal. Así, menciona como rasgos importantes que: **a)** los surcos que separan las figuritas periféricas entre sí y éstas de la central están siempre bien acentuados; **b)** la figura central, subcircular, presenta en todos los casos un claro aspecto poligonal; **c)** las figuritas periféricas de cada placa (particularmente en aquéllas de la región postero-dorsal de la coraza) tienen una correspondencia casi perfecta con las figuritas periféricas de las placas contiguas, formando figuras secundarias de mayor tamaño (las cuales, seguramente, en vida estaban cubiertas por una sola escama córnea). Este fenómeno, aunque es común en distintos grados en los Hoplophorinae Hoplophorini, está especialmente acentuado en este taxón; **d)** el número de figuritas periféricas varía entre ocho, en la región postero-dorsal de la coraza, y de siete a nueve en la región lateral de la coraza. (Ameghino, 1889: 809-810). El resto de los caracteres diagnósticos dados por Ameghino (1889) aparentemente no poseen mayor valor, dado que en gran parte resultan comunes a todos los Hoplophorini.

El hallazgo de materiales más completos (**FM-05-266**) que poseen la misma procedencia estratigráfica y geográfica que el material tipo, permitió realizar comparaciones anatómicas detalladas entre regiones homólogas de la coraza. Los caracteres diagnósticos antes mencionados han sido encontrados en estos nuevos materiales. Este conjunto de evidencias permite clasificar los restos en cuestión como de la especie reconocida por Ameghino, *E. lineatus*.

Tal como lo sostuvo C. Ameghino (1919: 151) al momento de reconocer el género *Eosclerocalyptus*: “En vista del descubrimiento de este nuevo género, se puede suponer que las especies araucanas sólo conocidas por fragmento de la coraza y referidas sobre ese solo dato a “*Sclerocalyptus*”, como *S. lineatus* Ameghino de Monte Hermoso, y *S. planus* Rovereto.....pertenecen en realidad a *Eosclerocalyptus*, el cual considerado por la coraza solamente es imposible distinguir de aquel.” En efecto, la presunción de C. Ameghino (1919) se ve apoyada por el estudio del material (**FM-05-266**), ya que la coraza posee un perfil dorsal más globoso que la de *Neosclerocalyptus*, intermedio entre la de esta última especie y *Glyptodon* (coraza alta y de perfil convexo) y está compuesta por 39-45 hileras transversales de placas en los laterales. A esto debe sumarse que las placas laterales de la coraza dorsal tienen las figuritas periféricas anteriores más

desarrolladas que las posteriores, generalmente en número de tres o cuatro. Este conjunto de caracteres apoya su inclusión en el género *Eosclerocalyptus*.

### Descripción anatómica

**Cráneo.** Sólo se conserva la porción más posterior del paladar y parte de la pared alveolar de los maxilares, con los molariformes M6 y M7 completos y el primer lóbulo del M8 izquierdos (lám. 7, fig. E). Son francamente trilobulados y no muestran diferencias significativas con aquéllos de *Neosclerocalyptus*, *E. tapinocephalus* y *E. proximus*. En el borde anterior del primer lóbulo existe una pequeña concavidad media, en tanto que el borde posterior del tercer lóbulo es convexo. Las escotaduras que separan los lóbulos están bien marcadas y son profundas. Con respecto a los Propalaehoplophorinae, la principal diferencia está en la notable inclinación lingual que tiene el primer lóbulo, que se ha perdido casi por completo en *Neosclerocalyptus* y *H. euphractus*. En el paladar es posible apreciar la existencia de dos grandes forámenes en el límite entre el M7 y el M8.

**Coraza dorsal.** Se trata de una gran porción de coraza dorsal que incluye parte de la zona lateral derecha y la región medio dorsal (lám. 7, fig. C). Mide, siguiendo la circunferencia del dorso, 890 mm de largo y 780 mm de ancho (**Cap. 9, Tabla 4**). No se preservan las cinco o seis hileras de placas más cercanas a la escotadura caudal. Por delante y a nivel de la línea media, las placas son de gran tamaño y llevan una figura central circular o subcircular de superficie plana o ligeramente cóncava. Cada figura está rodeada por una hilera de 10- 12 periféricas pentagonales, en tanto que los surcos que dividen las periféricas entre sí y éstas con la figura central están bien marcados. Hacia los laterales, las placas son mayormente pentagonales o hexagonales; aumentan su diámetro anteroposterior y las figuritas periféricas del borde anterior están más desarrolladas que las del borde posterior, al igual que en los Propalaehoplophorinae, *Eonaucum colloncuranum*, *Eosclerocalyptus. tapinocephalus* y *E. proximus* (lám. 7, fig. D). Hacia delante, en la línea media, las hileras de placas cercanas a la escotadura cefálica muestran una morfología similar a la de *Neosclerocalyptus*. A este nivel, las placas que generalmente tienen cinco o seis lados, se vuelven más pequeñas, y la figura central está rodeada de 7-9 periféricas bien desarrolladas. La región más lateroanterior está compuesta por las placas más pequeñas, pentagonales e isodiamétricas, que llevan una gran figura central de contorno circular o subcircular, en tanto que las periféricas tienden a desaparecer en sentido cefálico al tiempo que es posible observar grandes perforaciones

alrededor de la figura central, especialmente en las de ubicación más anterior y ventral. En esta área el número de figuritas periféricas puede variar entre 9-11. Un aspecto particular de esta especie es el gran desarrollo de los forámenes en cada una de las intersecciones del surco que rodea la figura central con los que limitan las periféricas (lám. 7, fig. D).

### **Distribución geográfica y estratigráfica.**

La localidad fosilífera de Farola Monte Hermoso se encuentra ubicada sobre la costa atlántica, 17 km al oeste de Pehuen-Có (55 km al SO de Bahía Blanca), y presenta una columna sedimentaria expuesta en acantilados de la costa marina de hasta 12 metros de altura. En la sucesión sedimentaria afloran sedimentos neógenos incluidos por Zavala (1993) en tres unidades. La inferior corresponde a la Formación Monte Hermoso (Mioceno superior-Plioceno inferior), que incluye la biozona inferior de *Trigodon gaudryi* Ameghino, 1882, y la superior de *Neocavia depressidens* Parodi y Kraglievich, 1948 (Cione y Tonni, 1995). Suprayace a ésta la Formación Puerto Belgrano (Pleistoceno superior?) y la Formación Punta Tejada (Pleistoceno superior- Holoceno medio). Desde una perspectiva paleontológica, la Formación Monte Hermoso es la de mayor trascendencia, debido fundamentalmente a la abundancia, peculiaridad y diversificación de los fósiles de vertebrados terrestres hallados desde las primeras incursiones de Darwin (Tonni *et al.*, 1992).

La Formación Monte Hermoso (Zavala, 1993) se sitúa en la porción basal y media de las barrancas, y se correlaciona con el “Piso Hermósico” de Ameghino (1889) y con el “Hermosense” de Frenguelli (1928). Sedimentológicamente está compuesta básicamente “....de rocas sedimentarias texturalmente finas, como limolitas arcillosas, limolitas arenosas, areniscas finas y brechas matriz sostén, color castaño a naranja amarillento, con un espesor de hasta 6 metros... Internamente muestran estructuras sedimentarias como laminación paralela de alto régimen, ondulitas de corriente, estratificación entrecruzada tabular planar y en artesa, y superficies de acreción de gran escala. Son comunes además las estructuras deformacionales como “slumping”, “sand rolls” y estratificación convoluta” (Zavala, 1993: 229). Estos sedimentos corresponden a depósitos fluviales de ríos fangosos de alta sinuosidad, con elevada carga en suspensión (Zavala y Navarro, 1993).

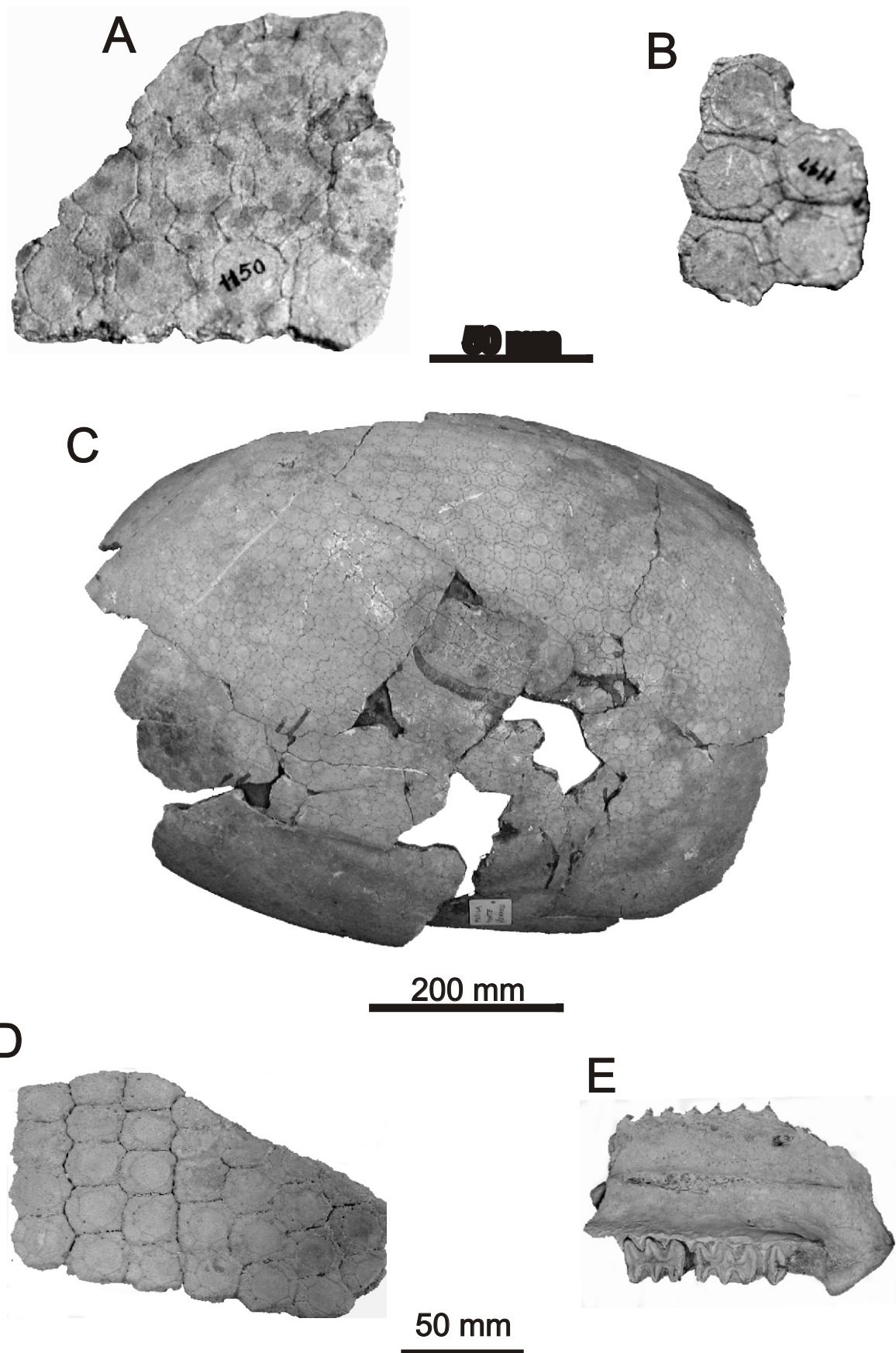
El ejemplar en estudio (**FM-05-266**) procede de la plataforma de abrasión marina, que constituye parte del nivel inferior de la Formación Monte Hermoso. Son

fundamentalmente limolitas arcillosas y arenosas de color rojizo, con estructuras sedimentarias de alto régimen que representan sedimentos de desborde en un ambiente de llanura de inundación (Zavala y Navarro, 1993). Este nivel puede correlacionarse con el “Hermosense típico” de Vignati (1925), con la “Formación” Monte Hermoso de Fidalgo *et al.* (1975) y con la Unidad Litoestratigráfica I de Fidalgo y Tonni (1982).

Cronológicamente, el Montehermosense se extiende aproximadamente desde los 6.8 Ma hasta los 3.9 Ma, esto es Mioceno tardío-Plioceno temprano (Cione y Tonni, 2001, 2005).

### **Contexto paleoclimático y paleoambiental**

Desde una perspectiva climático-ambiental, la finalización del Montehermosense marca la etapa final de la “Edad de las planicies australes” (Pascual y Bondesio, 1982; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990). Los inicios del Montehermosense coinciden con un período de enfriamiento global y un consecuente aumento de la capa de hielo en Antártica occidental y en el Ártico (Pascual *et al.*, 2002), seguido por un leve proceso de aumento de las temperaturas, hasta aproximadamente los 3.7 Ma (ver Pascual, 1984 a y b). Parte del Plioceno inferior habría estado caracterizado (ca. 3.7-3.1 Ma) por el desarrollo de climas fríos (Duque Caro, 1990; Carlini *et al.*, 2000). En este contexto, la región Pampeana estuvo definida por el predominio de ambientes abiertos de pastizales, probablemente con una marcada estacionalidad, tal como lo demuestra la evolución de algunos clados de mamíferos (e.g. roedores octodontoideos; Montalvo y Verzi, 2004). Congruente con esto resultan las inferencias paleoambientales obtenidas a través del estudio de restos de vertebrados de la Fm. Monte Hermoso, que sugieren el desarrollo de climas similares a los observados actualmente en la provincia Fitogeográfica Chaqueña (Gasparini y Baéz, 1974; Zavala y Navarro, 1993; Chebli *et al.*, 1999).



**Lámina 7.** *Eosclerocalyptus lineatus* (MACN 1150; calcotipo). Fig. A, placas de la región dorso-lateral de la coraza dorsal; **Fig. B** (MACN 1147), placas laterales de la coraza dorsal; **Figs. C-E** (FM-05-266). **Fig. C**, coraza dorsal en vista látero-dorsal izquierda; **Fig. D**, detalle de las placas laterales de la coraza dorsal; **Fig. E**, fragmento de paladar con los molariformes izquierdos M6, M7 y el primer lóbulo del M8

### 3.2.4. Género *Neosclerocalyptus* Paula Couto, 1957

*Sclerocalyptus* Ameghino, 1891

*Isolinia* Castellanos, 1951 [*partim*] n. sin.

*Chacus* Zurita, 2002 n. sin.

### Láminas 8-22

**Especie tipo.** *Glyptodon ornatus* Owen, 1845

**Distribución estratigráfica y geográfica.** Plioceno tardío-Holoceno temprano (Ensenadense-Lujanense) de las provincias de Chubut, Buenos Aires, La Pampa, Córdoba, Mendoza, San Luis, Santa Fe, Entre Ríos, Corrientes, Chaco, Santiago del Estero, Tucumán, Formosa y Salta (Argentina). Pleistoceno de Uruguay, Paraguay y Bolivia (Zurita *et al.*, 2005).

**Diagnosis.** Formas de pequeño tamaño en relación a los otros taxones pleistocenos de Glyptodontidae, con la coraza dorsal baja y alargada, de aspecto subcilíndrico y de perfil casi recto, compuesta por aproximadamente 50-55 hileras transversales de placas en los lados de la coraza; en algunos casos, con una pequeña constricción media que separa la mitad caudal de la cefálica; los extremos latero-anteriores desplegados hacia afuera en forma de “alas” y compuestos por placas de muy pequeño tamaño de forma pentagonal o hexagonal, que en la región adyacente a la escotadura cefálica presentan gruesas perforaciones en cada una de las intersecciones del surco que rodea la figura central con los que limitan las periféricas. Placas con ornamentación similar a la de los Propalaeohoplophorinae, relativamente delgadas y grandes, compuestas por una figura central de superficie plana o algo cóncava rodeada por una hilera de figuritas poligonales en número de 7 a 10 en la región media y anterior de la coraza y de 10 a 12 (excepcionalmente 13 ó 14) en la región posterior (en donde es posible observar, en algunos casos, una hilera accesoria de periféricas), con los surcos que separan las figuras entre sí poco profundos. Placas laterales de la coraza de forma rectangular y alargadas en sentido anteroposterior, con una figura central de gran tamaño y ubicándose en hileras transversales; hacia el dorso esta disposición desaparece y las placas adquieren una forma pentagonal o hexagonal con las figuritas periféricas más desarrolladas. Coraza caudal compuesta por cuatro o cinco anillos y un tubo caudal cilíndrico-cónico, algo aplastado

en sentido dorso-ventral y disminuyendo su diámetro en sentido distal, en donde existen dos grandes figuras dorso-laterales terminales. Lateralmente, existen 5-7 figuras ovales que aumentan de tamaño en sentido distal al tiempo que las últimas cuatro figuras laterales ocupan más de la mitad total de la longitud del tubo. Cada figura central puede estar rodeada por una o dos hileras de periféricas, a diferencia de *Eosclerocalyptus*, en donde sólo existe una. Pies y manos tetradáctilos por pérdida del dedo I, estando el V muy reducido. Cráneo con los senos fronto-nasales muy desarrollados y neumatizados (que alcanzan su máxima expresión en la especie del Lujanense) y dirigidos hacia abajo, aunque no tanto como en *Panochthus*, y separados del resto del cráneo por una evidente hendidura en “V”; la órbita está cerrada hacia atrás por una apófisis postorbitaria. Área ubicada por delante de las escotaduras orbitarias (nasales y frontales) de forma semicircular, fenómeno vinculado con el aumento de la neumatización de los senos. Proyección del plano del foramen infraorbitario ubicado a nivel del M3, a diferencia de *Eosclerocalyptus* que está en el límite M3-M4. Región predentada del paladar más angosta y más extendida anteroposteriormente que en *Eosclerocalyptus* y *Propalaehoplophorinae*, en tanto la serie dentaria finaliza por detrás del proceso cigomático del escamoso. Procesos paraoccipitales más desarrollados y más sobresalientes hacia los laterales que en *Eosclerocalyptus*. Supraoccipital inclinado, con referencia al plano basilar, en un ángulo de entre 40° y 50°. Primer molariforme simple y elongado en sentido anteroposterior; el segundo lobulado de modo incipiente y el resto claramente trilobulado. Molariformes M6-M8 con los lóbulos de desarrollo bilateral simétrico y la pared anterior del primero plano o ligeramente convexo. Escudete cefálico amplio (especialmente a nivel naso-frontal), de contorno subcuadrangular y compuesto por un gran número de placas (alrededor de 80) de ornamentación similar a la de la coraza dorsal. Húmero similar al de *H. euphractus*, pero algo más robusto y corto, con el borde posterior de la “V” deltoidea más desarrollado y el foramen entepicondileano de ubicación más proximal, como en *Panochthus*. Escápula con el acromion de recorrido sinuoso.

**Discusión de la sinonimia:** Castellanos (1925) estableció, a partir de un tubo caudal (parcialmente restaurado) recolectado en sedimentos “loésicos” de la margen izquierda del río Los Reartes, 300 metros aguas arriba de su confluencia con el río Los Espinillos, Valle de los Reartes, Córdoba, una nueva especie: “*Sclerocalyptus*” *matthewi* (CC 32). Castellanos (1925, 1944) asignó una antigüedad ensenadense a los sedimentos portadores. Aunque la determinación genérica es correcta, los caracteres diagnósticos



dados por Castellanos (1925) para la identificación específica (e.g. ubicación y número de las figuras centrales en las caras dorsal y ventral, grado de curvatura del tubo, número de figuritas periféricas, etc.) resultan comunes a otras especies del género *Neosclerocalyptus* y muestran un alto grado de variabilidad intraespecífica.

Posteriormente, Castellanos (1951b) reconoció, a partir de 29 placas asociadas (CC 758) de una coraza dorsal, exhumada en la estancia “La Isolina”, Valle de los Reartes (Córdoba), un nuevo género y especie, *Isolinia reartensis* Castellanos, 1951. Cabe aclarar que este material tiene casi exactamente la misma procedencia geográfica y estratigráfica que el holotipo de “*Sclerocalyptus*” *matthewi*. En esa misma contribución (Castellanos, 1951b), transfirió la especie *Paraglyptodon cordubensis* (= “*Hoplophorus*” *cordubensis*, Ameghino, 1888) al género *Isolinia* (*I. cordubensis*). *Isolinia* quedó así comprendiendo dos especies: *I. reartensis* e *I. cordubensis*. Los rasgos observados por Castellanos (1951b: 100) en la diferenciación de ambas especies son mínimos: “La diferencia fundamental consiste en que la escultura, en *I. reartensis*, es más atenuada por hallarse los surcos casi borrados; en cambio, en *I. cordubensis* es de más fuerte relieve.” A esto debe sumarse que el estudio de ambos materiales indica que estas diferencias se deben seguramente a procesos tafonómicos, por cuanto la superficie dorsal de las placas de *I. reartensis* ha sufrido un proceso de erosión.

El hallazgo de nuevos materiales en las colecciones del Museo Universitario “Carlos y Florentino Ameghino” (ex Instituto de Fisiografía y Geología “Alfredo Castellanos”) de la Universidad Nacional de Rosario, particularmente un tubo caudal y fragmentos de anillos, numerosos fragmentos de coraza dorsal, mandíbula parcialmente completa y un húmero izquierdo pertenecientes a un mismo individuo (que curiosamente provienen del mismo viaje de campaña en el que Castellanos (1951b) exhumó el holotipo de *Isolinia reartensis* y que en las colecciones del Museo Universitario “Carlos y Florentino Ameghino”, ex Instituto de Fisiografía y Geología “Alfredo Castellanos”, lleva el mismo número de repositorio: CC 758), ha permitido, por un lado, establecer la sinonimia entre “*Sclerocalyptus*” *matthewi* e *Isolinia reartensis*, y por otro, incluir *Isolinia* en el género *Neosclerocalyptus*. Su justificación se encuentra en: **a)** tubo caudal de morfología casi idéntica al de “*Sclerocalyptus*” *matthewi*, de contorno caudal cilíndrico-cónico, algo aplastado en sentido dorso-ventral y disminuyendo su diámetro en sentido distal; **b)** lateralmente, existen 5-6 grandes figuras laterales de forma elíptica, al tiempo que las últimas cuatro figuras laterales ocupan más de la mitad total de la longitud del tubo; **c)** hemimandíbulas de morfología

general muy similar a la de *Neosclerocalyptus*; **d)** molariformes M3-M8 similares a los de *Neosclerocalyptus* y claramente lobulados; **e)** placas de la coraza dorsal muy similares a las de *Neosclerocalyptus*, esto es de superficie plana con una ornamentación en “roseta”, al tiempo que los surcos que limitan la figura central de las figuritas periféricas y éstas entre sí son de sección transversal parabólica; **f)** húmero con la diáfisis de contorno prismático-triangular y la “V” deltoidea con su borde posterior muy convexo.

En este sentido, cabe mencionar que la serie tipo de *Isolinia cordubensis* (= “*Hoplophorus*” *cordubensis*) (**MACN 1210-1215**: fragmentos de placas de la región lateral de la coraza dorsal) son poco significativos y se encuentran en muy mal estado de preservación. En consecuencia, ello dificulta no sólo su identificación específica, sino también genérica. Por ende esta especie es clasificada como *nomen dubium*, y no entra en la sinonimia planteada entre *Isolinia* y *Neosclerocalyptus*.

La ausencia en el material analizado de piezas anatómicas con caracteres diagnósticos a nivel específico (e.g. cráneos, corazas dorsales) no permite, por el momento, asegurar la validez de las especies, pero sí establecer la sinonimia parcial de *Isolinia* con *Neosclerocalyptus*.

Por otro lado, la sinonimia entre *Chacus* e *Isolinia* está sustentada en que los caracteres hallados en los materiales homólogos (coraza dorsal, mandíbula, dentición, húmero y tubo caudal) son muy afines morfológicamente, y resultan por ende comunes a *Neosclerocalyptus*. En efecto, tanto en *Chacus* como en *Isolinia* la diáfisis del húmero presenta la típica conformación prismático-triangular, con un gran desarrollo del borde posterior de la “V” deltoidea; el tubo caudal (de contorno cilíndrico-cónico, algo aplastado en sentido dorso-ventral) se caracteriza por la presencia de cinco a siete grandes figuras laterales, de las cuales las últimas cuatro ocupan más de la mitad de la longitud total del tubo; la mandíbula es grácil, con las ramas ascendentes inclinadas hacia adelante; los molariformes M6-M8 con los lóbulos de desarrollo bilateral simétrico y la pared anterior del primero plano o ligeramente convexo, y casi sin diferencias con los de *Neosclerocalyptus*; los surcos que delimitan la figura central con las figuritas periféricas y éstas entre sí son de sección transversal parabólica.

Por último, la evidencia que justifica la inclusión de *Chacus* en el género *Neosclerocalyptus* se encuentra detallada en el tratamiento del taxón *Neosclerocalyptus paskoensis*, en el apartado “**Aspectos históricos y taxonómicos**”.

### 3.2.4. *Neosclerocalyptus pseudornatus* (Ameghino, 1889)

*Hoplophorus pseudornatus* Ameghino, 1889

*Sclerocalyptus pseudornatus* (Ameghino, 1891)

#### Lámina 8-11

**Lectotipo.** MACN 1233 (lám 8, fig. A), fragmento de coraza dorsal compuesto de 13 placas.

**Paralectotipo.** MACN 13084 (lám. 8, figs. B y C), mitad distal de tubo caudal.

**Localidad tipo.** “Toscas del Río de La Plata”, Ciudad de Buenos Aires, Argentina (34°38’S y 58°28’O).

**Criterios utilizados en la asignación de materiales.** En el clásico yacimiento ensenadense de las “Toscas del Río de La Plata” (Buenos Aires) abundan extraordinariamente los restos del Hoplophorini *Neosclerocalyptus*. Cabe resaltar que todos estos restos presentan claras sinapomorfias del género *Neosclerocalyptus*, e.g. cráneos con clara evidencia de pneumatización y expansión lateral; senos fronto-nasales separados del restos del cráneo por una clara hendidura de sección en “V”; proyección del foramen infraorbitario ubicado a nivel del M3; hemimandíbulas de constitución grácil; región predentada de la sínfisis mandibular de mayor longitud a la distancia ocupada por el M1-M2; tubos caudales de sección cilíndrico-cónica, algo aplastados en sentido distal y con cinco-siete grandes figuras laterales; húmeros con gran desarrollo de la “V” deltoidea y presencia de foramen entepicondiliano; escudete cefálico amplio (especialmente a nivel naso-frontal), de contorno subcuadrangular y compuesto por un gran número de placas (alrededor de 80) de ornamentación similar a la de la coraza dorsal; coraza dorsal baja, de contorno dorsal casi recto y extendida en su porción más antero-lateral en forma de “aletas”, compuesta por aproximadamente 50-55 hileras transversales de placas. La revisión detallada de la totalidad del material en cuestión (ver Tabla de Material) sugiere que estamos en presencia de una sola especie del género *Neosclerocalyptus*. Por ejemplo, cuatro cráneos completos son prácticamente idénticos, y lo propio ocurre con grandes fragmentos de coraza, tubos caudales y diversos elementos del esqueleto apendicular. Ante esta evidencia empírica, la hipótesis taxonómica más “fuerte”, epistemológicamente fundada en el Principio de Parsimonia de Hipótesis, apunta, como se dijo, a la existencia de una sola especie. *Neosclerocalyptus pseudornatus*

está basada en una porción de coraza y la parte distal de un tubo caudal (**MACN 1233** y **MACN 13084**), procedentes de este mismo yacimiento (la misma procedencia geográfica y estratigráfica). Los caracteres anatómicos de estos restos originales, exhumados y dados a conocer por F. Ameghino (1889), son absolutamente coincidentes con todos aquéllos restos homólogos procedentes de las “Toscas del Río de La Plata” en la ciudad de Buenos Aires y alrededores. Consecuentemente, se estima como bastante bien fundada la hipótesis de que *Neosclerocalyptus pseudornatus* es la especie única y representativa del género en este yacimiento.

Además de *Neosclerocalyptus pseudornatus*, H. Gervais y Ameghino (1880) reconocieron oportunamente otra especie de Hoplophorini (“*Sclerocalyptus*” *perfectus*), procedente también de los sedimentos ensenadenses de las “Toscas del Río de La Plata”. Sin embargo, los restos correspondientes al lectotipo (tres placas de la coraza dorsal; **MACN 1232**) tienen caracteres anatómicos que no coinciden con aquéllos de las especies de *Neosclerocalyptus* (Zurita *et al.*, 2005). Un análisis detallado de estas placas indica que su morfología no se corresponde con la variabilidad existente en la coraza dorsal de un Glyptodontidae Hoplophorini. Probablemente correspondan a la tribu Panochthini, dada la relación de tamaño existente entre las figuras centrales y las figuritas periféricas, que muestran una marcada similitud con aquéllas de *Panochthus intermedius* (ver Lydekker, 1894).

Desde el punto de vista de su estructura lógica, lo anteriormente expuesto corresponde a la inferencia abductiva, cuya función específica en los procesos de generación y validación de conocimiento científico es precisamente la formulación de hipótesis. Una característica definitoria del conocimiento científico es que está compuesto por experiencias observacionales y sistemas teóricos (normas y conocimientos ya formados, que relacionan experiencias entre sí). Siguiendo las definiciones del lógico y semiótico norteamericano C. S. Peirce (1987), si llamamos a los sistemas teóricos “reglas”, y a las experiencias las denominamos “indicios”, “hechos” o “rasgos”, a la interpretación de estos hechos, rasgos o indicios a la luz de ciertas reglas podemos designarla “interpretación” o “caso conocido”. Esta inferencia puede ser descrita así: dada la experiencia “r” mediante la regla “R”, comprendo el hecho como siendo un determinado “Caso”.

Desde el punto de vista de la naturaleza de las operaciones implicadas en estas inferencias, puede decirse que en el conocimiento operan dos ejes o vertientes: el conocimiento en proceso de formación y el conocimiento ya formado. En tal sentido, y de

acuerdo al análisis del epistemólogo argentino J. Samaja (1993), el primero contiene la idea de una génesis que resulta de la operación de dos series de hechos: **a)** las rutinas de la praxis científica o lo ya presente en nuestro conocimiento previo; **b)** de las situaciones nuevas o lo aún no bien conocido o bien identificado. Esta operación permite acotar el campo de búsqueda proporcionando interpretaciones a título de hipótesis de trabajo mediante la selección de una hipótesis pertinente, y la inferencia correspondiente es la abducción. La misma idea es expresada por Eco (1999: 69) cuando afirma que: *“Ante el fenómeno nuevo, se reacciona por aproximación: se busca ese recorte de contenido, ya presente en nuestro conocimiento previo, que de alguna manera consiga dar razón del hecho nuevo”*. El mismo autor agrega que: *“El juicio es la capacidad de pensar lo particular como subsumido en lo general, y si ya está dado lo general (la ley, la regla) el juicio es determinante. Pero si está dado sólo lo particular y se debe encontrar lo general, entonces el juicio es reflexivo o abductivo”*. (Eco, 1999: 106). Aunque la abducción carece de la validez formal de la deducción, es decir que no garantiza que de premisas verdaderas sólo puedan obtenerse conclusiones verdaderas, no hay disciplina científica que no emplee procedimientos como éste para identificar o determinar sus casos particulares. Luego el camino a seguir será atender a las necesarias derivaciones de la hipótesis así generada. Aunque el rasgo peculiar del método científico es su operación hipotético-deductiva, este rasgo no es excluyente, sino solo predominante.

**Material referido.** CC 20, tubo caudal; CC 107, cráneo completo; CC 21 tubo caudal; CC 167, parte lateral derecha de una coraza dorsal; MMP 234, mitad derecha de un cráneo; MACN 8579, cráneo completo; MACN 8773, cráneo completo; MACN 2936, fémur izquierdo; MACN 8676, fémur derecho; MACN 5858, hemimandíbula derecha; MACN 2262, hemimandíbula derecha; MACN 5007, tubo caudal; MACN 13084, tubo caudal (figurado por Ameghino, 1889: lám., LXLII, figs. 1, 2 y 3); MACN 1798, tubo caudal; MACN 5028, tubo caudal; MACN 7075, tubo caudal; MACN 12543, porción de coraza; MACN 1930, gran parte de un húmero derecho; MACN 1966, rama mandibular derecha; MACN 1989, húmero izquierdo; MACN 2209, radio izquierdo; MACN 2014, radio izquierdo; MACN 2018, radio izquierdo; MACN 2262, rama mandibular; MACN 2332, mitad distal de un fémur izquierdo; MACN 2315, atlas; MACN 2273, tibio-fíbula derecha; MACN 2276, mitad distal de un tubo caudal; MACN 1793, porción proximal de cúbito izquierdo; MACN 2019, mitad distal de húmero izquierdo; MACN 2316, porción proximal de cúbito derecho; MACN 2272, tibia-fíbula derecha; MACN 1836,

tubo caudal; **MACN 2232**, mitad distal de fémur izquierdo; **MACN 2076**, mitad distal de fémur izquierdo; **MLP 16-144**, mitad distal de tubo caudal

**Diagnosis.** Cráneo con la región parieto-occipital dirigida hacia arriba, pero no tanto como en *N. ornatus*, con una cresta sagital similar a la de *Eosclerocalyptus proximus*. Senos fronto-nasales poco neumatizados y expandidos lateralmente, con la lámina ósea externa recurvada en forma helicoidal. En ninguno de los ejemplares se ha preservado la parte más anterior de los nasales. Región comprendida entre los senos fronto-nasales y los procesos postorbitales del frontal con mayor desarrollo transversal y antero-posterior que en *N. ornatus*, *N. gouldi* y *N. paskoensis*, consecuencia de la menor neumatización de los senos. Arcos cigomáticos altos, rectos, similares a los de *E. proximus* y *N. ornatus* y claramente diferentes a los de *E. tapinocephalus* (que son descendentes hacia las escotaduras orbitarias). Procesos descendentes de los maxilares muy desarrollados a nivel yugal. Foramen infraorbitario de pequeño diámetro, pero con el borde inferior óseo sumamente grueso. Foramen *magnum* con mayor diámetro transversal que dorso-ventral, que resulta en un contorno ovalado. Primer molariforme superior de sección transversal elíptica, con su eje mayor en sentido paralelo al plano sagital; M2 con lobulación incipiente; M3-M8 claramente trilobulados. Escudete cefálico amplio (especialmente a nivel naso-frontal) y compuesto por un gran número de placas (alrededor de 80) de ornamentación similar a la de la coraza dorsal. Mandíbula y tubo caudal de morfología similar a las de *N. ornatus*. Coraza dorsal de forma muy similar a la de *Neosclerocalyptus ornatus*, esto es, baja, subcilíndrica, alargada y de perfil superior casi recto, diferente a la de *E. proximus*, que es más globosa; en un ejemplar (**CC 167**), hileras de placas adyacentes a la escotadura caudal con hileras accesorias de figuritas periféricas en los bordes proximal y distal.

**Distribución cronológica y geográfica.** Ensenadense temprano-medio (1.7-0.98 Ma.) (Plioceno tardío-Pleistoceno temprano) (Cuadro 2). “Toscas del Río de La Plata” (Ciudad de Buenos Aires), Olivos y Mar del Plata, provincia de Buenos Aires, Argentina (Mapa 3).

**Aspectos históricos y taxonómicos.** Esta especie fue inicialmente reconocida por Ameghino (1889) como *Hoplophorus pseudornatus* a partir de trozos de placas de la coraza dorsal y de un tubo caudal roto en su extremo proximal provenientes de los sedimentos de las “Toscas” del Río de La Plata (Buenos Aires). Este material había sido previamente figurado por Lydekker (1887) como *Hoplophorus* sp. a ?; sin embargo, tiempo después, el mismo autor (Lydekker, 1894) clasificó los restos como

correspondientes a *Lomaphorus ornatus*. En su obra de réplica, Ameghino (1895: 533) volvió a insistir en la validez de esta especie, al tiempo que resumió los principales caracteres distintivos.

### Descripción anatómica

**Cráneo.** Es algo más pequeño que el de *N. ornatus* y *N. gouldi*, con la región parieto-occipital dirigida hacia arriba, pero no tanto como en *N. ornatus*. Los senos fronto-nasales, de los que no se conserva su parte más anterior, tienen un grado de desarrollo y neumatización menor que en *N. ornatus* y *N. gouldi* y se hallan fuertemente tabicados en su interior. Externamente, la pared tiene una forma de “bucle” y están separados de los frontales y maxilares por una hendidura en “V” que no es tan marcada como en *N. ornatus* (lám. 9, figs. B y C; lám. 10, figs. A y B).

En vista lateral, el arco cigomático es, en su parte escamosa, alto, recto, y algo más corto proporcionalmente que el de *Eosclerocalyptus proximus* (lám. 9, fig C; lám. 10, fig. B) ; se diferencia claramente del de *Eosclerocalyptus tapinocephalus*, ya que en este último taxón el arco cigomático es bajo, inclinándose hacia la escotadura orbitaria, mientras que en *N. gouldi* el arco es aún más corto, alto y robusto. La escotadura orbitaria es de forma elíptica, similar a la de *E. proximus*, aunque un poco más extendida dorso-ventralmente. El tubérculo lacrimal es robusto, también parecido al de *E. proximus*, en tanto que los procesos descendentes de los maxilares están muy desarrollados, especialmente a nivel yugal, seguramente debido a la escasa neumatización de los frontales y nasales. Los dos tercios inferiores de los procesos descendentes no presentan rasgos de relevancia, a excepción de una cresta media de inserción muscular que se extiende a lo largo de la cara posterior. Por delante, el área ocupada por los senos está separada del resto del cráneo (maxilares y frontales) por una hendidura no tan marcada como en *N. ornatus* y *N. gouldi* (lám. 9, fig. C; lám. 10, fig. B). Como ya mencionamos, adquieren una forma de “bucle” y en todos los ejemplares observados no se conoce su parte más anterior.

En vista dorsal (lám. 9, fig. B; lám. 10, fig. A), se observa que la región comprendida entre la cresta nuchal y las apófisis postorbitarias de los frontales es similar a la de *E. proximus* y *N. ornatus*; la cresta sagital nace en la unión de las crestas nuchales del supraoccipital, y a nivel medio de los frontales se bifurca hasta ponerse en contacto con las apófisis postorbitarias, como en las demás especies de *Neosclerocalyptus*. A ambos lados de la cresta sagital existen numerosas perforaciones y surcos vasculares,

especialmente en los parietales, que a su vez son algo más deprimidos y descendentes hacia los laterales que en *Panochthus* Burmeister, 1866. Toda el área ubicada entre las apófisis postorbitarias, y hasta la hendidura que separa los nasales de los frontales y maxilares, posee una superficie dorsal ligeramente convexa, sin mayores accidentes, al tiempo que adquiere un diámetro transverso mucho mayor al observado en *E. proximus*, *E. tapinocephalus* y las restantes especies de *Neosclerocalyptus*, seguramente vinculado con el bajo grado de neumatización que alcanzan los senos. Como ya se ha mencionado, los senos están separados del resto del cráneo por un surco o hendidura evidente.

En vista posterior, el occipital está muy ensanchado lateralmente, aún más que en *Glyptodon* Owen 1839 y *E. proximus*; el foramen *magnum* es elíptico con su eje mayor ubicado en sentido transversal, similar al de *N. ornatus* y *E. proximus* y a diferencia de *N. gouldi*, *N. paskoensis* y *H. euphractus*, en donde es más circular. El supraoccipital está dividido en dos mitades por una cresta, al tiempo que la cresta nuchal está bien desarrollada, rasgos que, como ya percibiera Ameghino (1889: 804) no es posible ver en *Glyptodon*. Como es común en todas las especies de *Neosclerocalyptus*, los procesos paraoccipitales están más desarrollados y sobresalientes hacia los laterales que en *Eosclerocalyptus* y *Pseudoplohophorus*. Por último, las coanas presentan un contorno subcuadrado, muy similar al de *Pseudoplohophorus* y *Eosclerocalyptus*, y a diferencia de *N. ornatus*, *N. gouldi* y *N. paskoensis*, que tienen un desarrollo dorso-ventral mayor que el transversal.

En vista oclusal (lám. 9, fig. D; lám. 10, fig. C), los forámenes infraorbitarios son de pequeño diámetro y con un grueso borde inferior, similares a los de *E. proximus*, aunque con una ubicación un poco más externa (como en *E. tapinocephalus*); son claramente diferenciables de los de *N. ornatus* y *N. gouldi*, porque éstos son de mayor diámetro y con el borde inferior más delgado. A su vez, las series dentarias tienden a ser paralelas, aunque en algunos casos es posible observar una pequeña divergencia en sentido proximal. Por delante del M1, la región predentada del paladar es de morfología muy similar a la de las otras especies de *Neosclerocalyptus*, esto es, extendida anteroposteriormente y finaliza en un extremo aguzado, adquiriendo un aspecto subtriangular. Los premaxilares presentan un grado de desarrollo mayor a lo observado en *Glyptodon*. El M1 es simple, elíptico, con su eje mayor dispuesto en sentido anteroposterior, y es muy similar al homólogo de *N. ornatus* y al M2 de *E. proximus*; el M2 es más elongado, casi sin diferencias con el de *N. ornatus* y el M3 de *E. proximus*, en tanto que las escotaduras que dividen los lóbulos están más desarrolladas del lado



lingual. El M3 es ya claramente trilobulado, con el borde anterior del primer lóbulo inclinado aproximadamente 45° con respecto al eje transversal de la serie dentaria. El resto de los molariformes (M4-M8) presenta la misma morfología, aunque es posible observar que, en sentido proximal, el primer lóbulo va perdiendo progresivamente esta inclinación hasta que, a nivel del M7 y M8, adquiere una disposición casi totalmente paralela al eje transversal de las series dentarias (**Cap. 9, Tabla 1**).

**Mandíbula.** Hasta el momento, no se han hallado mandíbulas completas referibles a esta especie (lám. 11, fig. A). Sin embargo, se puede inferir a partir de los materiales existentes (principalmente restos de hemimandíbulas), que no presentan mayores diferencias con las de *N. ornatus*. Los únicos molariformes conocidos corresponden al M5-M8, y no se diferencian de los homólogos de *E. proximus*, *N. ornatus*, *N. gouldi* y *N. paskoensis* (**Cap. 9, Tabla 2**).

**Húmero.** Es algo más pequeño que el de *N. ornatus* y *N. paskoensis*. En la cara anterior se observa que la cabeza humeral presenta un mayor diámetro transversal que anteroposterior, a diferencia de *H. euphractus*, en donde se observa la relación inversa. La cabeza está circunscripta por un cuello anatómico poco marcado, pero que se acentúa en la cara postero-interna de la epífisis. A su vez, la corredera bicipital está bien marcada (aunque no tanto como en *Glyptodon*) y es amplia pero relativamente poco profunda; del lado interno está el troquín, mientras que del externo es posible apreciar el troquíter, de mucho mayor tamaño y que se prolonga y ensancha hacia arriba y atrás de manera considerable para formar una superficie plana. La “V” deltoidea se encuentra muy desarrollada, con su labio postero-externo convexo y dirigido hacia fuera, más aún que *H. euphractus*, y a diferencia de *Panochthus*, donde es casi totalmente recto; la superficie de la “V” deltoidea es ligeramente cóncava, especialmente en su parte media. Por debajo, la diáfisis presenta un aspecto prismático-triangular, y es alargada como en *Propalaehoplophorus*. La epífisis distal lleva el foramen entepicondiliano, como en *Panochthus* y *Propalaehoplophorus*, y presenta un contorno subelíptico, con su eje mayor orientado en sentido dorsoventral. Está ubicado más proximalmente que en *H. euphractus*. Inmediatamente por debajo, existe una pequeña depresión circular que es ligeramente más grande que en *N. paskoensis* y en *N. ornatus*. El entepicóndilo está algo más desarrollado y extendido distalmente que en *H. euphractus*, pero menos que en *E. tapinocephalus*, con numerosas rugosidades y pequeñas crestas para inserciones musculares. La cavidad coronoides no resulta muy profunda, como en *Panochthus*, y presenta un contorno subtriangular. La tróclea humeral está bien desarrollada, en tanto

que su mitad interna se proyecta hacia abajo de un modo característico. En la cara posterior del húmero se observa que el borde postero-externo de la “V” deltoidea se extiende hacia arriba, hasta ponerse en contacto con la base de la cabeza humeral. A nivel de la epífisis distal, se aprecia que la cavidad olecraniana es amplia y está bien excavada, ligeramente más que en *N. paskoensis*. Presenta una forma subelíptica con su eje mayor ubicado en sentido transverso y con una marcada prolongación hacia el ectepicóndilo. En el borde interno resulta remarcable una cresta que nace inmediatamente por debajo de la cabeza humeral y se dirige hacia abajo hasta terminar, aproximadamente a unos 65 mm, en un pequeño tubérculo que presenta una serie de rugosidades y forámenes; toda esta estructura está menos acentuada que en *N. ornatus* y mucho menos que en *N. paskoensis*.

**Ulna.** Es muy similar a la de *Propalaeohoplophorus*, *N. ornatus* y *N. paskoensis*, pero de menor tamaño que en estas dos últimas especies. Presenta la cara externa cóncava, en tanto que la interna es ligeramente convexa. A diferencia de *Glyptodon*, el borde antero-superior es paralelo al postero-inferior en toda su extensión, mientras que la apófisis olecraniana se extiende notablemente por detrás de la cavidad sigmoidea, finalizando en un borde redondeado, como en *Panochthus* y *Propalaeohoplophorus* y en contraste a lo que se observa en *Glyptodon* y *Doedicurus*, en donde esta estructura termina en punta. En total, ocupa aproximadamente un tercio de la longitud total del hueso. En la cara interna, y por debajo de la cavidad sigmoidea, es posible hallar un área cóncava, algo más profunda que en *N. ornatus* y bastante más que en *N. paskoensis*. Hacia atrás y adelante, la superficie no presenta accidentes de relevancia. A su vez, la cara externa lleva, en la apófisis olecraniana, dos crestas longitudinales paralelas. Por delante, el hueso es un poco más plano, pero a unos 38 mm por delante de la cavidad sigmoidea la superficie se torna progresivamente en más convexa, hasta llegar a la epífisis inferior. En el borde superior, la cavidad sigmoidea presenta una característica forma de medialuna, con el pico del olécranon bien desarrollado. Inmediatamente por delante, aparece un área de unos 23mm de largo por 15 mm de ancho con rugosidades, el cual probablemente haya constituido el sitio de inserción para el braquial anterior. En sentido distal, este borde superior se adelgaza de modo notable para formar una cresta que se extiende hasta la epífisis distal, que está dividida en dos sectores, uno superior de forma triangular (que se articula con el radio), y otro inferior (algo cóncavo y de mayor superficie) que se articula con el cuneiforme. Separando ambas regiones existe un canal, bien visible en la cara interna, posiblemente para el paso del tendón del músculo cubital posterior.

**Radio.** Es un hueso largo y delgado, pero que aumenta notablemente su diámetro a nivel de la epífisis distal. Resulta algo más pequeño que el de *N. ornatus* y *N. paskoensis*. En la epífisis superior se observan dos carillas articulares que completan la articulación radio-cubital con la tróclea humeral. La carilla inferior, destinada a articularse con la ulna, tiene una superficie mucho menor que la superior, que es de superficie claramente cóncava y destinada a articularse con la tróclea humeral. Esta superficie articular tiene un diámetro transversal mucho mayor que el dorso-ventral. Distalmente, la diáfisis (en su parte más proximal) se vuelve irregularmente cilíndrica, para pasar luego a tener un contorno subtriangular, donde es posible reconocer tres caras, una superior, una interna y una inferior, de superficie plana o ligeramente cóncava. La epífisis distal es muy voluminosa. La cara superior se caracteriza por poseer una superficie relativamente plana con numerosas rugosidades, mientras que en la cara inferior se observa la pequeña cavidad sigmoidea para la cabeza de la ulna. En la parte postero-media de la cavidad sigmoidea, se encuentra la apófisis estiloides, mientras que en la antero-lateral aparece una abultada apófisis cuya superficie se articula con el escafoide y el semilunar.

**Fémur.** En general es grácil, aunque es algo más robusto que el de *Hoplophorus euphractus*. Como en los demás Glyptodontidae, presenta un mayor desarrollo transversal que anteroposterior, especialmente en las epífisis. En la epífisis proximal, la cabeza femoral presenta un mayor diámetro anteroposterior que transversal. Su superficie articular adquiere una forma subtriangular, y se extiende notablemente hacia delante, donde el cuello anatómico se encuentra mucho más definido. Del lado interno está el trocánter menor, que se prolonga hacia abajo en una cresta muy fina, casi laminar, pero que en *N. ornatus* y *N. paskoensis* resulta más gruesa y rugosa. El trocánter mayor está ubicado, al igual que en *Panochthus* y *Propalaehoplophorus*, en un plano más elevado respecto de la cabeza femoral, y presenta una superficie dorsal sumamente rugosa y romboidal. Separando ambas estructuras se aprecia (sobre el borde superior) una concavidad bien marcada, que a nivel de la mitad correspondiente al trocánter mayor se aplanan, aunque ello es más evidente en *N. ornatus* y *N. paskoensis*. Por debajo, en la cara anterior, existe un área cóncava en forma de triángulo invertido, con su base ubicada entre el trocánter mayor y la cabeza femoral. Esta área no es tan evidente como en *N. ornatus*. A su vez, a partir del trocánter mayor se observa una cresta que se dirige hacia abajo y que delimita, del lado externo, la mencionada concavidad. Distalmente, la diáfisis se vuelve algo más circular en sección, alcanzando aquí su mínimo diámetro. A este nivel, e inmediatamente por arriba de la epífisis distal, se encuentra, en el borde

externo, el tercer trocánter, de forma subtriangular, con su vértice ligeramente inclinado hacia adelante; toda su morfología es muy similar a la de *Panochthus*. En la epífisis distal se observa el cóndilo interno, el externo, y entre ambos la tróclea femoral, compuesta por dos carillas articulares que convergen en la garganta de la tróclea. Un poco hacia arriba, es posible visualizar el hueco supratroclear, muy evidente en este género. A su vez, el cóndilo interno, situado en un plano mas bajo que el externo, presenta dos caras articulares, separadas ambas por una convexidad. El cóndilo externo, presenta en su cara externa, por debajo del tercer trocánter, una serie de accidentes que posiblemente correspondan, de arriba hacia abajo, a la superficie de inserción para el plantar, la fosita para el gemelo externo, la tuberosidad externa para el ligamento lateral derecho y la fosita para el poplíteo.

En la cara posterior, en la epífisis proximal, se observa que la cabeza femoral está muy poco esbozada, e inmediatamente por debajo del trocánter mayor existe una notable depresión en forma romboidal con numerosas rugosidades y forámenes. A su vez, y por debajo de la cabeza femoral, a unos 35 mm del cuello anatómico, existe otra depresión, menor que la anterior, menos profunda y de superficie lisa. La diáfisis presenta un aspecto más plano que en la cara anterior, sin accidentes de relevancia. La epífisis inferior muestra el espacio poplíteo, mayormente ubicado sobre el cóndilo externo, en cuyo fondo es posible ver una serie de rugosidades y forámenes que en *N. paskoensis* están presentes en menor número. Por debajo está la escotadura intercondílea, que presenta a ambos lados dos carillas articulares de superficie cóncava en su parte central (**Cap. 9, Tabla 9**).

**Tibio-fíbula.** Ambos huesos se encuentran soldados por sus epífisis. En su morfología general es similar al de *Panochthus*. El agujero tibio-fibular es de contorno subelíptico, con su mayor diámetro transversal a nivel medio. Es posible reconocer cuatro caras, una interna, una externa, una proximal y otra posterior, y dos epífisis, una proximal y otra distal. La epífisis proximal presenta las dos cavidades glenoideas, un poco más cóncavas que las de *Panochthus*, especialmente la externa, y separadas por una cresta. Por otro lado, en la epífisis distal resulta muy evidente la superficie articular para la polea astragaliana, dividida en dos cavidades glenoideas profundas. A diferencia de lo que sucede en *N. paskoensis*, la interna está un poco más expandida transversalmente en su mitad anterior.

La cara interna está completamente compuesta por la tibia, que presenta la forma de un triángulo invertido, de tal modo que el borde anterior es convexo y el posterior

cóncavo. Es de superficie casi completamente lisa; sin embargo, a nivel de la mitad proximal, se observa una depresión que se extiende hasta casi la epífisis proximal, y que está más marcada en este taxón y en *N. ornatus* que en *N. paskoensis*. A su vez, del lado interno, en la parte más superior, existe una concavidad muy marcada en forma de cúpula que se encuentra dividida en dos partes por una cresta que se prolonga hacia abajo hasta ponerse en contacto con el maléolo interno. Como en el caso anterior, esta concavidad está bastante más acentuada en esta especie y en *N. ornatus* que en *N. paskoensis*, siendo, además, el borde postero-superior en esta zona más delgado que el de *N. paskoensis*.

La cara externa está constituida enteramente por la fíbula. Presenta una superficie mayormente cóncava. En la epífisis distal se destaca el canal de los peroneos, que está muy marcado, mientras que el maléolo externo, bien desarrollado, sirve de punto de inserción al ligamento tibio-fibular. La cara anterior está formada por la tibia y la fíbula. A nivel de la epífisis proximal, se observan las tuberosidades anterior, interna y externa de la tibia. Por debajo de la tuberosidad anterior, se desarrolla la cresta de la tibia que termina confluyendo con el maléolo externo. En la epífisis distal existe una prominencia ósea muy pronunciada, de superficie ligeramente cóncava, resultado de la fusión de ambos huesos. A su vez, en la fíbula resulta destacable el gran desarrollo del maléolo externo, como en *Panochthus*, el que se prolonga más distalmente que el de la tibia. La cara posterior muestra que la mitad proximal de la tibia está conformada por una superficie triangular invertida. Hacia abajo se prolonga en un borde que, en dirección a la fíbula, se extiende como una superficie lisa y cóncava. En un nivel inferior a la cavidad glenoidea de la fíbula, se advierte la existencia de dos canales separados por una cresta, siendo el canal externo un poco más ancho que el interno, a diferencia de *N. ornatus*, en donde la relación es la inversa (**Cap. 9, Tabla 10**).

**Escudete cefálico.** Se caracteriza por su marcada convexidad, gran amplitud (mayor que en la generalidad de los Glyptodontidae) y estar compuesto por numerosas placas (ca. 80), pentagonales o hexagonales, bien suturadas entre sí (Ameghino, 1889; Pascual *et al.*, 1966) (**Cap. 9, Tabla 3**). Presenta un contorno rectangular y está dividido en mitades por dos escotaduras ubicadas a nivel de las órbitas, en tanto que los bordes están dirigidos centralmente (lám. 11, fig. B). La mitad distal, algo más expandida en sentido transversal que la proximal, está formada por numerosas placas en donde las de mayor tamaño se ubican en el extremo proximal y disminuyen en sentido distal. La mitad proximal presenta placas de mayor tamaño y en menor número, en tanto que las de mayor tamaño

se ubican aproximadamente en el área central, y disminuyen de tamaño hacia la periferia. Al igual que en *Eosclerocalyptus proximus*, todo el escudete se encuentra rodeado por una hilera de placas muy pequeñas. Cada placa está conformada por una gran figura central que ocupa casi toda la superficie, rodeada de una hilera de figuritas de pequeño tamaño, de tal modo que entre dos figuras centrales contiguas es posible apreciar dos hileras de periféricas. Cada figura tiene una superficie dorsal plana, aunque en algunas de ellas es posible observar una pequeña concavidad media, sobre todo en las placas de mayor tamaño. Las suturas que separan las placas entre sí son muy evidentes. Del lado interno, las placas son ligeramente convexas y las suturas siguen siendo visibles.

**Coraza dorsal.** No se conocen corazas completas; sin embargo, en las colecciones del Museo Carlos y Florentino Ameghino (CC 167) existe una parte lateral derecha completa, que incluye también casi todas las placas que delimitan la escotadura caudal (Cap. 9, Tabla 4). En líneas generales, no hay diferencias significativas con aquéllas asignadas a las demás especies de *Neosclerocalyptus*. Presenta una forma alargada, baja y subcilíndrica. La hilera de placas adyacentes a la escotadura caudal tienen una forma rectangular, con su eje mayor orientado en sentido anteroposterior. Cada placa lleva una figura central plana o con una muy pequeña concavidad en su parte central y se encuentra rodeada de figuritas poco desarrolladas hacia los laterales. En sentido proximal, y tal como se observa en algunos ejemplares de *N. ornatus* (MLP 16-28) y de *Eosclerocalyptus proximus*, existen hileras accesorias de figuritas periféricas en los bordes proximal y distal; consecuentemente, las figuras centrales de cada placa están separadas entre sí por tres hileras de figuritas periféricas. Esta morfología se extiende hasta la cuarta o quinta hilera transversal, pero cada vez con menos frecuencia. A los lados de la coraza las placas, cuadrangulares o pentagonales, aumentan su diámetro anteroposterior en relación al transversal. Poseen una gran figura central subcircular rodeada por 9-10 figuritas. Por último, a nivel de la región más anterolateral, las placas, pentagonales o hexagonales disminuyen de tamaño, tienden a ser más isodiamétricas y la figura central ocupa casi toda la superficie de la placa, por lo que las periféricas están poco desarrolladas.

**Tubo caudal.** Es de forma cilíndrica-cónica, pero marcadamente deprimido, similar al de las restantes especies de Hoplophorini pleistocenas y al de *Eosclerocalyptus proximus*, aunque de mayor tamaño que el de este último taxón. Su diámetro disminuye en sentido distal, al tiempo que se arquea hacia arriba y su diámetro dorso-ventral se reduce, de tal modo que el extremo proximal es de contorno casi completamente circular y su extremo

distal está notablemente deprimido (**Cap. 9, Tabla 5**) (lám. 11, figs. E y F), todo lo cual lo diferencia de *Lomaphorus*, en donde es más corto y formado por placas sin vestigios de ornamentación; además, las suturas que unen las placas parecen estar menos anquilosadas y son claramente apreciables. La cara dorsal del tubo presenta numerosas figuras centrales circulares, que aumentan de tamaño hacia los lados y tienen su superficie dorsal plana o con pequeñas concavidades (lám. 11, fig. E). Cada una de estas figuras está rodeada por una hilera de figuritas, pentagonales o hexagonales, perfectamente definidas, de tal modo que entre dos figuras centrales existe una sola hilera de figuritas, aunque raramente pueden existir dos hileras de figuritas, tal como se observa en *Hoplophorus euphractus*. En la mayor parte de la superficie del tubo caudal, la disposición de las figuras no sigue un patrón definido, pero hacia el tercio proximal, las figuras centrales se ordenan en 5-7 hileras transversales perfectamente definidas y que recorren toda su circunferencia (lám. 11, fig. E). Lateralmente (lám. 11, fig. F), el tubo lleva una serie de figuras elípticas (en número de 5-7) con su eje mayor ubicado en sentido antero-posterior, que disminuyen de tamaño proximalmente, de modo que la primera es casi completamente circular, mientras que la última se extiende sobre las caras dorsal y ventral, constituyendo dos grandes “verrugas” terminales que cubren la extremidad distal del tubo. En este sentido, es importante destacar que Ameghino, (1889: 261), al dar a conocer los rasgos diagnósticos del tubo caudal de *N. pseudornatus*, sostuvo que son propios de esta especie: a) la existencia una sola hilera de figuritas separando a la figuras centrales laterales; y b) éstas siempre están presentes en número de cinco. La revisión de nuevos y más completos materiales demuestra que ambos caracteres no pueden ser tomados como estrictamente diagnósticos. En algunos ejemplares se ha observado la existencia de dos hileras de figuritas periféricas entre dos figuras laterales contiguas; de igual modo, el número de figuras laterales puede variar entre cinco y siete. También se ha observado en algunos tubos caudales de esta especie (**CC 20**) la presencia de un par de figuras laterales, una dorsal y otra ventral, ubicadas en el lugar por donde debería pasar el eje longitudinal de la figura precedente, rasgo que Ameghino (1889, 1895) consideró como principal carácter diagnóstico de la especie *Neosclerocalyptus bergi* Ameghino, proveniente del “Pampeano” de la provincia de Córdoba; este fenómeno ha sido también observado en otros Hoplophorini. La superficie ventral del tubo muestra figuras centrales que se tornan algo más elípticas con relación a las dorsales. Las más distales son las de mayor tamaño y de contorno más

circular. Si bien casi no existen figuritas periféricas en esta cara, éstas tienen un mayor desarrollo a nivel de la mitad proximal del tubo.

### **Distribución geográfica y estratigráfica.**

Desde una perspectiva cronológica, el Ensenadense (Plioceno más tardío-Pleistoceno medio) abarca un amplio lapso, superior a 1 millón de años, en el que se sucedieron numerosos cambios climático-ambientales que afectaron drásticamente la composición y diversidad de la fauna (Cione y Tonni, 1999 y 2001; Soibelzon, 2005). En el ámbito de la actual región Pampeana, los sedimentos de antigüedad Ensenadense corresponden a las formaciones Miramar, Ensenada (que incluye el preensenadense de Ameghino) y a aquellos afloramientos de las formaciones Vorohué y San Andrés que están al norte de Mar del Plata (Soibelzon, 2004).

En este contexto, todos los especímenes asignables con seguridad a esta especie provienen de las “Toscas del Río de La Plata” (Olivos y Ciudad de Buenos Aires) y de Mar del Plata (Formación Miramar), provincia de Buenos Aires.

Los sedimentos correspondientes a las “Toscas del Río de la Plata” fueron correlacionados inicialmente por Ameghino (1889) con el Ensenadense cuspidal. Lamentablemente, y como ya notaran C. Ameghino y Kraglievich (1923: 27) “... *los típicos yacimientos del Ensenadense con su rica y variada fauna están destinados a desaparecer totalmente en un futuro no lejano a consecuencia de las modificaciones que experimenta... la antigua ribera de Buenos Aires, a lo largo de la cual... la bajante del río ponía al descubierto las clásicas toscas*”.

Actualmente, se considera que estos sedimentos se ubican entre los eventos Jaramillo y Olduvai, y corresponden al Chron 1 (de polaridad magnética reversa). En este sentido, la presencia del Notoungulata *Mesotherium cristatum*, considerado como un fósil guía del Ensenadense superior, apoya esta antigüedad (Tonni y Cione, 1994), al igual que el ave *Pseudoseisura* sp. nov. (Tonni *et al.*, 1999). Cronológicamente, esto implica que los sedimentos podrían ubicarse entre los 1.7 Ma y los 0.98 Ma (Ensenadense medio-tardío) (Tonni, com. pers.; Bidegain, 1991; Vucetich *et al.*, 1997). Un análisis de similitud efectuado sobre diversas localidades de antigüedad Ensenadense en la provincia de Buenos Aires, ha sugerido que los sedimentos de las toscas del Río de Plata, el NE de Mar del Plata y aquellos de la Formación Ensenada en la ciudad de La Plata sean parcialmente correlacionables (ver Tonni y Cione, 1994; Vucetich *et al.*, 1997; Soibelzon *et al.*, 2005).



El material proveniente de la localidad de Mar del Plata fue hallado en la Formación Miramar (ver Isla y Dondas, 2001), que fue asignada por Cione y Tonni (1995 a, 1999) al Ensenadense *s.l.* Estudios paleomagnéticos efectuados por Orgeira (1987) sugieren una edad magnética Matuyama *s. l.*, mayor que 0.7 Ma y menor que 2.41 Ma).

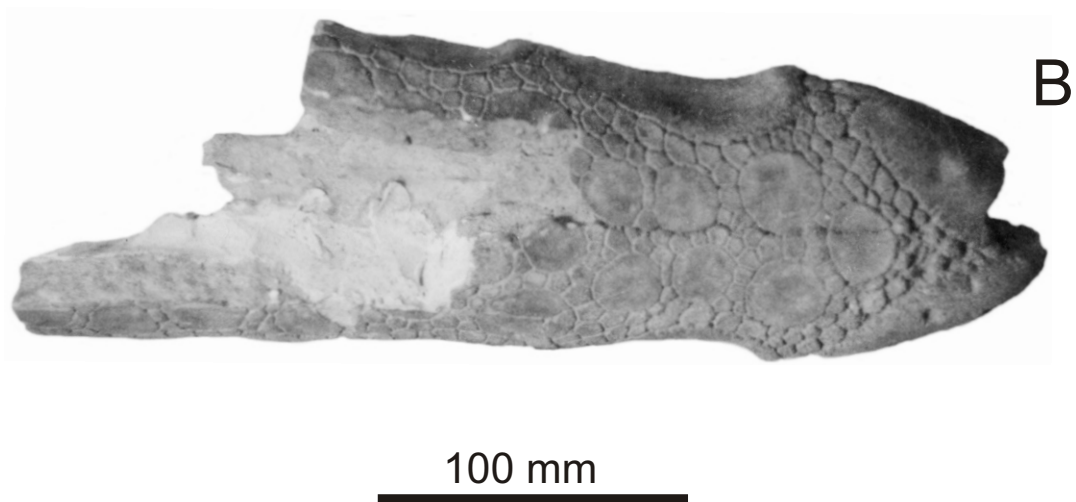
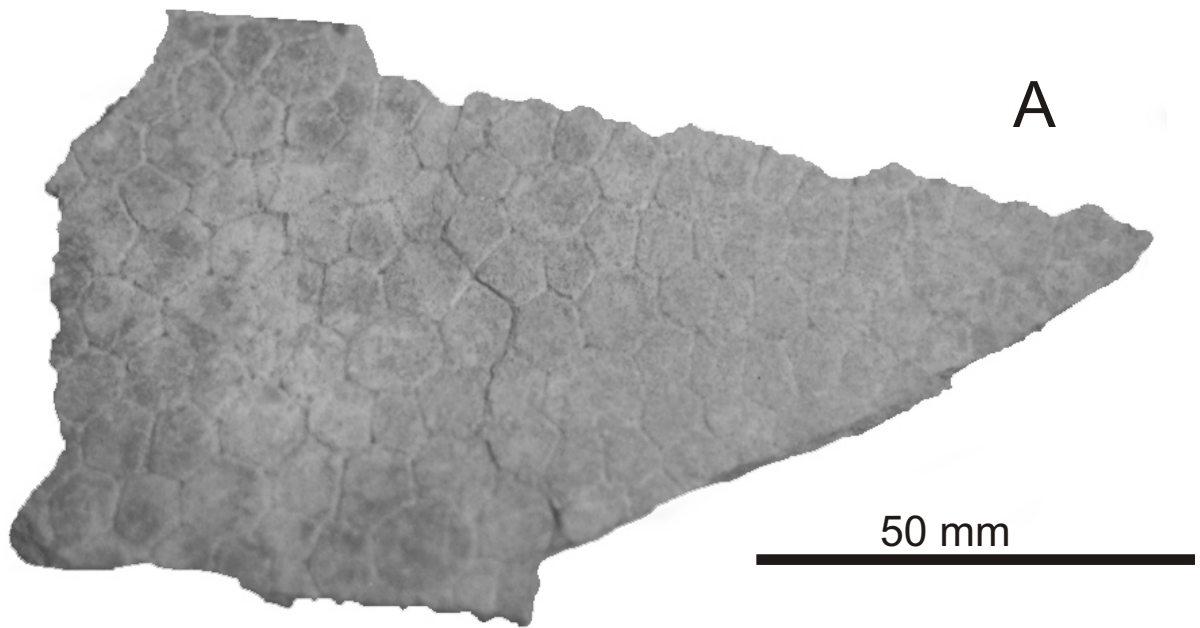
### **Contexto paleoclimático y paleambiental.**

En el contexto climático-ambiental del Plioceno tardío- Pleistoceno, las diferentes especies del género *Neosclerocalyptus* han sido tradicionalmente relacionadas a ambientes áridos y fríos, ya que son muy comunes en sedimentos eólicos de la región Pampeana (Fidalgo y Tonni, 1983). En este sentido, una de las tendencias más llamativas es el aumento gradual en la neumatización y desarrollo de los senos fronto-nasales. Probablemente, esta sea una respuesta al progresivo enfriamiento y aridización que se observa en el extremo sur de América del Sur a partir del Sanandresense más superior (Plioceno tardío; *ca.* 2.5-1.8 Ma), y que se continúa durante el Pleistoceno y el Holoceno temprano (ver Tonni y Fidalgo, 1979; Williams *et al.*, 1988; Cione y Tonni, 1995; Tonni y Cione, 1995; Tonni *et al.*, 1999; Cione y Tonni, 1999, 2001; Tonni *et al.*, 2003; Verzi y Quintana, 2005).

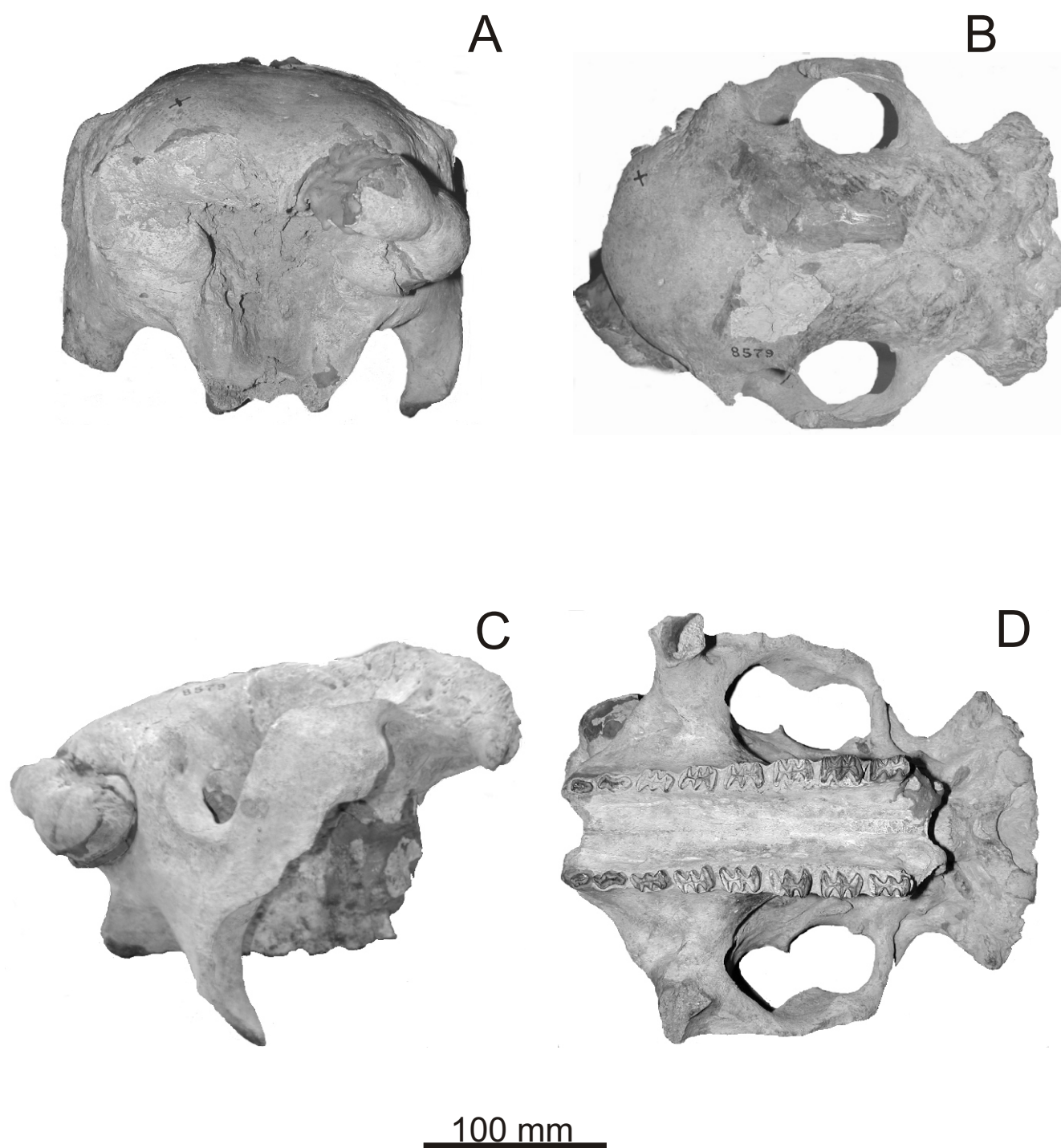
En este contexto, la fauna de roedores caviomorfos (e.g. *Abrocoma*, *Cavia*, *Microcavia*, *Dolichotis*, *Ctenomys*) exhumados de la Formación San Andrés (Piso Sanandresense), sugiere la presencia de un pulso frío y seco, hace unos 2.5 Ma (Verzi y Quintana, 2005). Apoyando esta hipótesis, en este momento se hace evidente un importante recambio faunístico (Tonni y Cione, 1995), al tiempo que aumenta notablemente el ingreso de taxones de origen holártico (e.g. Felidae, Tapiridae, Gomphotheriidae, Cervidae) (Tonni *et al.*, 1992). Un rasgo interesante del Ensenadense es la marcada proliferación de megamamíferos herbívoros de varios órdenes (eg. Notoungulata, Xenarthra, Litopterna) (Tonni y Cione, 1994), así como la gran distribución latitudinal que alcanzaron numerosos géneros y especies (e.g. *Panochthus* y *Glyptodon*), fenómeno que indicaría una cierta homogeneidad ambiental (Tonni y Scillato-Yané, 1997).

*N. pseudornatus* (distribuida temporalmente en el lapso 1.7-0.98 Ma) es la especie más antigua del género, y con ella comienza a hacerse visible esta tendencia orientada al aumento en la neumatización y desarrollo de los senos fronto-nasales. Los micromamíferos de esta antigüedad (1.0 Ma; Ensenadense tardío) indican un claro

predominio de condiciones climáticas frías y áridas, entre los que se intercalan algunos breves períodos húmedos (Tonni *et al.*, 1999). Por su lado, Bonadonna y Alberdi (1987) han detectado un importante pulso frío y árido (ca. 1.0 Ma.), que implicó ciertos cambios faunísticos. En los mismos yacimientos de los que proceden los restos de *N. pseudornatus* (toscas del Río de La Plata), se han hallado restos de *Lama guanicoe* (Muller) (Menegaz y Ortiz Jaureguizar, 1995), claro indicador de climas secos y fríos, junto con restos de *Mesotherium cristatum* Serres, 1867, y probablemente fauna brasílica como *Tapirus* Brisson, (el registro más austral del género), *Calomys* Waterhouse, y Procyonidae indicadores de climas más húmedos y tropicales (Bond *et al.*, 1995; Tonni y Cione, 1995; Vucetich *et al.*, 1997; Bond, 1999; Soibelzon *et al.*, 2005). La posible coexistencia de taxones con requerimientos ecológicos diferentes y que actualmente tienen una distribución alopátrida, podría ser interpretada en función de la presencia de ambientes heterogéneos (Tonni *et al.*, 1998). Sin embargo, tampoco debe descartarse la posibilidad de que, como consecuencia de la ausencia de estudios bioestratigráficos de alto grado de resolución aquellos taxones indicativos de climas más cálidos y los que sugieren climas más fríos y áridos no hayan sido realmente coevos, y sólo suceda una síntesis temporal de los sedimentos.



**Lámina 8.** *Neosclerocalyptus pseudornatus*. **Fig. A**, fragmento de coraza dorsal (**lectotipo**; **MACN 1233**); **Fig. B**, mitad distal de tubo caudal en vista dorsal; **Fig. C**, en vista lateral izquierda (**paralectotipo**; **MACN 13084**).



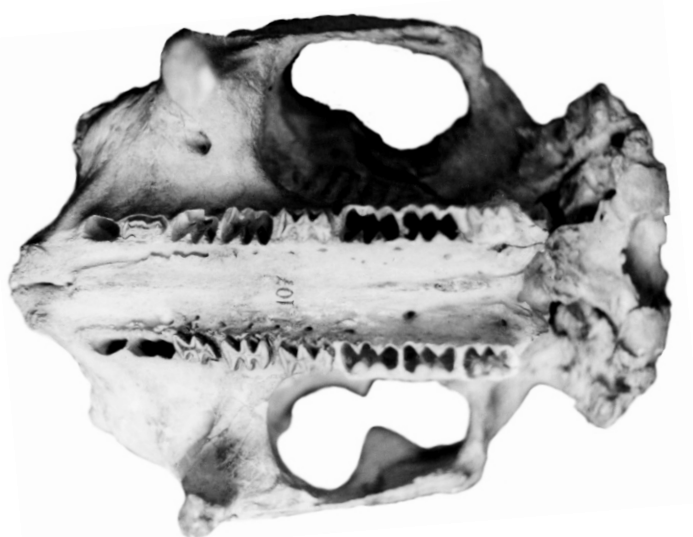
**Lámina 9.** *Neosclerocalyptus pseudornatus* (MACN 5879). **Fig Lámina. A**, cráneo en vista anterior; **Fig. B**, en vista dorsal; **Fig. C**, en vista lateral izquierda; **Fig. D**, en vista ventral.



A



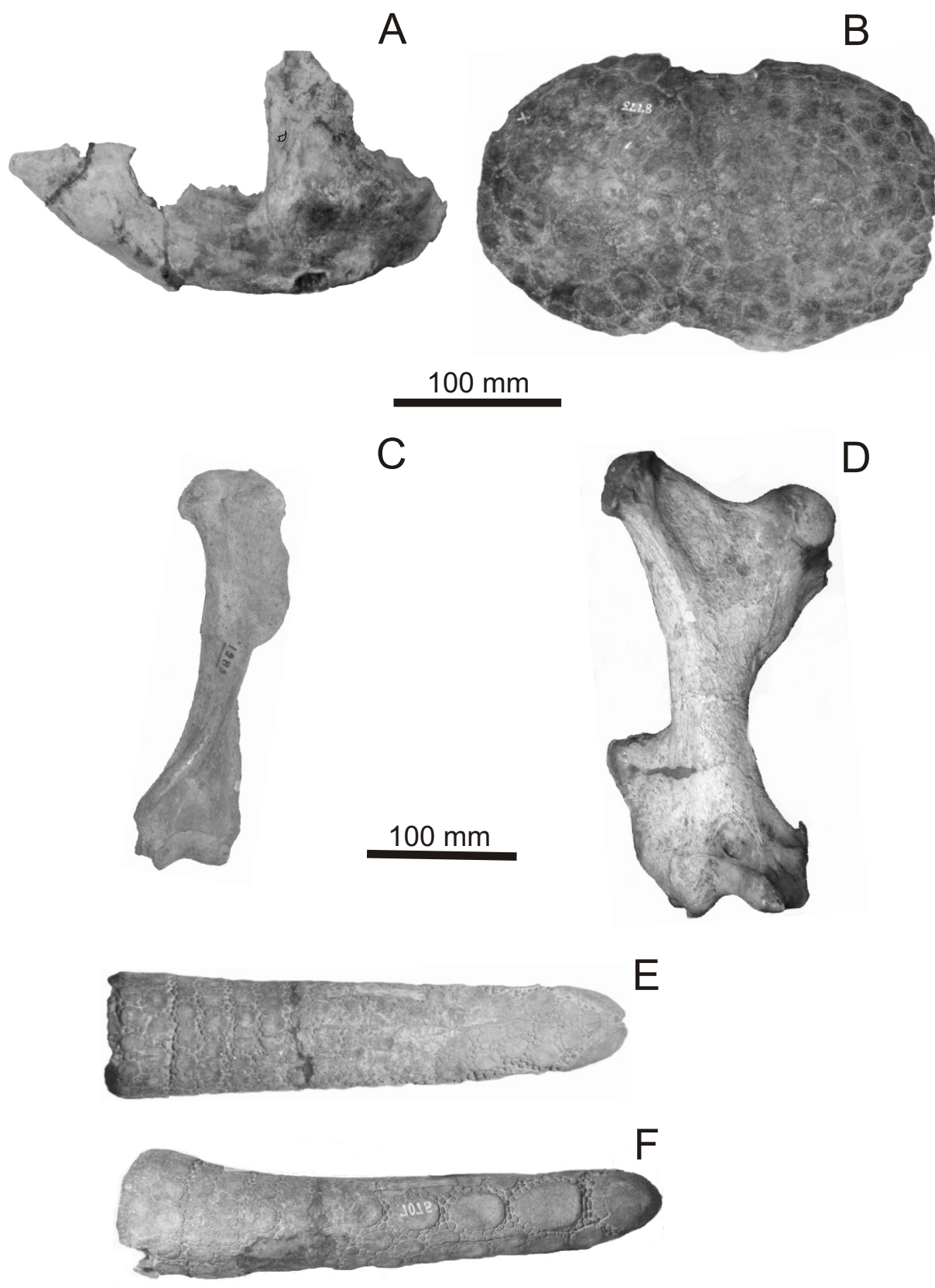
B



C

100 mm

**Lámina 10.** *Neosclerocalyptus pseudornatus* (CC 107). **Fig. A**, cráneo en vista dorsal; **Fig. B**, en vista lateral izquierda; **Fig. C**, en vista ventral.



**Lámina 11.** *Neosclerocalyptus pseudornatus*. **Fig. A**, hemimandíbula izquierda en vista lateral (MACN 5858); **Fig. B**, escudete cefálico en vista dorsal (MACN 8873); **Fig. C**, húmero izquierdo en vista anterior (MACN 1989); **Fig. D**, fémur derecho en vista anterior (MACN 8676); **Fig. E**, tubo caudal en vista dorsal; **Fig. F**, en vista lateral izquierda (MACN 7075).



### 3.2.5. *Neosclerocalyptus ornatus* (Owen, 1845)

*Glyptodon ornatus* Owen, 1845

*Hoplophorus ornatus* (Owen, 1845)

*Sclerocalyptus ornatus* (Owen, 1845)

#### Láminas 12-15

**Holotipo.** RCS 3606 (ex RCS 554) (lám. 12, fig. C), cuatro placas de la coraza dorsal (Owen, 1845: 119).

**Localidad Tipo.** Cerca del Río Matanzas, aproximadamente 32 km al sur de la Ciudad de Buenos Aires, Argentina.

**Neotipo.** MLP 16-28 (lám. 12, figs A y B; láms. 13 y 14), esqueleto y coraza dorsal completos (figurado por Lydekker, 1894; láms. XI, XII y XIII ).

**Localidad Tipo.** Mar del Plata, provincia de Buenos Aires, Argentina (38°S y 57°33'O).

**Material referido.** MMP 4300, coraza dorsal completa y tubo caudal; MACN 8091, cráneo comprimido dorsoventralmente; CC 656, cráneo, mandíbula y escudete cefálico; MACN 11948, rama mandibular; MSP 12, coraza dorsal casi completa, anillos caudales y tubo caudal completos y parte posterior muy fragmentaria de cráneo con la porción del escudete cefálico correspondiente.

**Diagnosis.** Hoplophorini de tamaño intermedio entre *Neosclerocalyptus pseudornatus* y *Neosclerocalyptus gouldi*. Cráneo de perfil convexo, con la región parieto-occipital elevada, más aún que en *N. pseudornatus*, y con una marcada cresta sagital. Senos fronto-nasales más definidos que en *N. pseudornatus*, en forma de “embudo”, inclinados hacia abajo, claramente neumatizados y expandidos lateralmente (más que en *N. pseudornatus* y *Hoplophorus euphractus*, pero no tanto como en *N. gouldi* y *N. paskoensis*), y separados entre sí y de los frontales y maxilares por una evidente hendidura en “V”; bordes libres de los nasales curvados hacia dentro, mayormente en su parte media e inferior. Región comprendida entre los senos fronto-nasales y los procesos postorbitales del frontal menos desarrollada transversal y anteroposteriormente que en *N. pseudornatus*, dada la mayor neumatización de los senos. Arcos cigomáticos altos y rectos, muy similares a los de *N. pseudornatus* y *Eosclerocalyptus proximus*. Foramen infraorbitario de mayor diámetro que el de *N. pseudornatus*, y con su borde óseo inferior más delgado, muy similar al de *N. gouldi*. Foramen *magnum* de aspecto similar al de *N. pseudornatus*, esto es, de contorno ovalado. Primer molariforme simple, elongado en

sentido anteroposterior; segundo molariforme lobulado de modo incipiente, como en *N. pseudornatus*; el resto trilobulados y sin diferencias con los de las restantes especies de *Neosclerocalyptus*. Mandíbula semejante a la de *N. pseudornatus* y *N. gouldi*, con las ramas ascendentes extendidas anteroposteriormente, aunque no tanto como en *E. proximus*, e inclinadas hacia delante. Coraza alargada, baja, subcilíndrica y de perfil superior casi completamente recto, con un pequeño estrechamiento medio que la divide en dos partes: una anterior, estrecha y baja, y una posterior, un poco más alta y ancha. En algunos ejemplares, hileras de placas adyacentes a la escotadura caudal con hileras accesorias de figuritas periféricas en sus bordes distal y proximal, como en *N. pseudornatus*.

**Distribución cronológica y geográfica.** Ensenadense medio-tardío (0.98-0.50 Ma.) (Pleistoceno medio) (Cuadro 2). Mar del Plata y San Pedro (provincia de Buenos Aires), Granadero Baigorria (provincia de Santa Fe) (Mapa 3).

**Aspectos históricos y taxonómicos.** Esta especie fue reconocida y figurada por Owen (1845; fig. 5) a partir de un conjunto de cuatro o cinco placas de la coraza dorsal, provenientes de sedimentos pleistocenos cercanos al río Matanzas, a unos 32 km al sudoeste de la ciudad de Buenos Aires (Owen, 1845) (ver Rusconi, 1930). En un primer momento, Owen (1845) asignó estos restos al género *Glyptodon* Owen, 1838 y reconoció la especie “*Glyptodon ornatus*”, cuyo tipo se encontraba en las colecciones del “Royal College of Surgeons” (RCS) (Londres), en donde Owen actuaba como conservador. Aunque no es posible determinar la procedencia estratigráfica exacta del material colectado por Owen (1845) (RCS 3606), diversos autores han reconocido afloramientos de antigüedad Ensenadense en numerosos sectores del río Matanzas (ver, entre otros, Sequeiros, 1919; Rusconi, 1930, 1936).

La colección del RCS sufrió grandes daños durante una serie de bombardeos a Londres efectuados en 1941. Como consecuencia, de los 5.200 ejemplares catalogados, sólo pudieron ser rescatados 175 (A. Carrant, com. pers.). Cave (1942) llevó a cabo un listado del material que no fue destruido, y el tipo de *Neosclerocalyptus ornatus* no está allí, por lo que debe considerarse como extraviado. De acuerdo a las recomendaciones del ICZN se debe, por ende, designar un neotipo (ICZN, 1999, art. 75). Esto se encuentra sustentado por los artículos 75. 5 (“Reemplazo de un tipo portanombres inidentificable por un neotipo”), dado que el holotipo no presenta caracteres diagnósticos claros, y por el artículo 75. 6 (“Conservación del uso predominante mediante un neotipo”). En este sentido se propone como neotipo el material **MLP 16-28**, constituido por un ejemplar



completo en excelente estado de preservación, el cual fuera identificado originalmente como *Sclerocalyptus ornatus* (= *Neosclerocalyptus ornatus*) por Lydekker (1894: 20-24). Parafraseando a Ameghino (1895: 845), “*Es un soberbio ejemplar de un individuo completamente adulto (...) y deberá ser consultada preferentemente por los paleontólogos porque representa aproximadamente la forma exacta del animal*”. Desde entonces y hasta la actualidad, durante 113 años, la totalidad de los especialistas ha vinculado directa o indirectamente ese ejemplar con el nombre *Neosclerocalyptus ornatus* (= *Hoplophorus ornatus* = *Sclerocalyptus ornatus*) (ver, entre otros, Ameghino, 1895; Richter, 1910-1911; Vinacci, 1939; Hoffstetter, 1958; Pascual *et al.*, 1966; Paula Couto, 1979; Carlini y Tonni, 2000; Zurita *et al.*, 2005). Asimismo, siguiendo lo establecido por el artículo 75.5, se está procediendo a realizar la presentación, dirigida a la ICZN para la designación de este neotipo, bajo la argumentación antes expuesta. En tanto y hasta la resolución de la problemática aquí planteada por parte de la ICZN, y al amparo del artículo 82.1, se mantiene el uso predominante del nombre.

### **Descripción anatómica**

**Cráneo.** Presenta un contorno general similar al de *N. pseudornatus*, aunque de mayor tamaño y con los senos fronto-nasales más definidos, más desarrollados y más neumatizados (lám 13, figs. A-D).

En vista lateral se observa que la región parieto-occipital se encuentra notablemente dirigida hacia arriba, más aun que en *N. pseudornatus* y que contrasta con *N. gouldi* y *N. paskoensis*, en donde esta área se dirige hacia abajo (lám. 13, fig. C). Los arcos cigomáticos son muy similares a los de *N. pseudornatus* y *E. proximus*, aunque en al menos un ejemplar (**MLP 16-28**) no es posible apreciar el tubérculo presente en el borde postero-inferior de la porción escamosa del arco cigomático observado en *Eosclerocalyptus proximus*, *N. pseudornatus* y *N. gouldi*. La escotadura orbitaria tampoco muestra diferencias significativas con estas especies. La región comprendida por el lacrimal, la parte más superior de los procesos descendentes de los maxilares y el yugal presenta un desarrollo antero-posterior menor que en *N. pseudornatus*, consecuencia del mayor desarrollo y neumatización de los senos fronto-nasales. Por delante, los senos están claramente definidos y separados de los maxilares y frontales por una evidente hendidura, más acentuada que en *N. pseudornatus*; externamente tienen forma de “embudo” y están algo más dirigidos hacia abajo que en *N. pseudornatus*, pero no tanto como en *H. euphractus* (lám. 13, fig. C).

En norma superior (lám. 13, fig. B), la región comprendida entre la cresta nugal y las apófisis postorbitarias presenta una morfología muy similar a *E. proximus*, con la cresta sagital ligeramente más desarrollada que en *N. pseudornatus*. Los frontales están menos expandidos transversal y anteroposteriormente que en *N. pseudornatus*, consecuencia de la mayor neumatización de los senos. Como ya se ha mencionado, los senos están separados del resto del cráneo y entre sí por una evidente hendidura en “V”.

En vista anterior, las aberturas nasales son de pequeño tamaño y de forma subtriangular, con el borde inferior más ancho que el superior, y el *septum* que separa las cavidades nasales está muy desarrollado, sobre todo en su extremo inferior, lugar en donde se encuentra fuertemente soldado a los premaxilares. Los borde libres de los nasales están recurvados hacia dentro, especialmente a nivel lateral (lám. 13, fig. A).

En vista oclusal, los forámenes infraorbitarios poseen un diámetro mayor a los de *E. proximus*, *E. tapinocephalus* y *N. pseudornatus*, por lo que su borde inferior no es tan grueso (lám. 13, fig. D). En un ejemplar (CC 656), existe un segundo foramen mucho más pequeño y ubicado antero-internamente con relación al mayor, coincidente con la proyección del plano del lóbulo medio del M3. Las dos series dentarias tienden a separarse, de manera poco perceptible, en sentido proximal, en tanto que la región predentada no muestra diferencias significativas con las otras especies de *Neosclerocalyptus*. El M1 es simple y elíptico, con su eje mayor dispuesto en sentido anteroposterior, y es muy similar al homólogo de *N. pseudornatus*, y al M2 de *E. proximus*. El M2 resulta casi idéntico al de *N. pseudornatus*, y es muy parecido al M3 de *E. proximus*, mientras que en el resto de los molariformes (M4-M8) no hay diferencias significativas con aquéllos correspondientes a *N. pseudornatus*.

En vista occipital, no existen diferencias importantes con el cráneo de *N. pseudornatus*. Como en *N. gouldi* y *N. paskoensis*, las coanas adquieren un contorno subrectangular, con mayor desarrollo dorsoventral que transversal (**Cap. 9, Tabla 1**).

**Mandíbula.** Es similar a la de *N. gouldi*, y más robusta que la de *N. paskoensis* (lám. 14, figs. A y B) (**Cap. 9, Tabla 2**). Las ramas ascendentes, que están inclinadas hacia delante y cuyo borde anterior está a nivel del m6, poseen una remarcable extensión anteroposterior, mientras que el cóndilo se eleva un poco por encima de la apófisis coronoides (lám. 14, fig. A); esto lo diferencia de *E. proximus*, *Pseudoplohophorus absolutus* y *Propalaehoplophorus australis*, en donde se observa la relación inversa, esto es, que la apófisis coronoides se eleva por encima del cóndilo. La escotadura sigmoidea es un poco menos profunda que en *N. paskoensis* y *N. gouldi*. En la cara interna de la

rama ascendente es posible observar, sobre su parte media posterior, una marcada concavidad. Por delante, existe una pequeña cresta que, a unos pocos centímetros por arriba de los molariformes, se une al borde anterior de la rama ascendente. A su vez, el borde posteroinferior presenta una serie de “muescas” más marcadas que en *N. paskoensis*, que seguramente constituyeron puntos de inserción muscular. A nivel del borde posterior del tercer lóbulo del m8, se observa el orificio superior del conducto dentario, que se extiende hacia abajo hasta el borde inferior de la rama horizontal, también a nivel del último lóbulo del m8. Las ramas horizontales son subparalelas, y adquieren su mayor altura a nivel del m5-m6, mientras que su borde inferior es muy convexo. Por delante, en el límite entre los molariformes m4-m5, lugar en el cual comienza anteroposteriormente la sínfisis mandibular, la mandíbula se inclina marcadamente hacia arriba hasta su finalización (lám. 14, figs A y B). Por delante del m1, la región predentada de la sínfisis se prolonga unos 45 mm para luego ensancharse en su porción más distal, en donde existen dos grandes forámenes mentonianos en su cara ventral.

El m1 es simple, de sección elíptica y elongado en sentido longitudinal; el m2, muy similar al m3 de *Eosclerocalyptus proximus*, está bastante más elongado y presenta una lobulación incipiente; en el m3, la trilobulación ya está perfectamente desarrollada, y es muy parecido al m4 de *E. proximus*. El resto de los molariformes (m4-m8) presentan una morfología muy similar; es destacable que, en sentido proximal, el último lóbulo tienda a volverse más simétrico y a disminuir de tamaño. En todos los casos, el borde posterior del último lóbulo es recto, o bien algo convexo. La serie molariforme termina posteriormente a nivel de la cara anterior del cóndilo.

**Escápula.** Tiene cierta similitud con la de *Panochthus* y la de *Hoplophorus euphractus*. Es posible reconocer dos caras, una interna y otra externa, y tres bordes: antero-inferior, póstero-inferior y superior. En la confluencia de los bordes postero-inferior y antero-inferior, se observa una notable prolongación que se dirige hacia atrás, como en *Panochthus*, pero con el borde superior más convexo. En la cara externa nace, a nivel medio del borde superior, la espina de la escápula, que se dirige hacia la cavidad glenoidea, en donde se hace libre para formar el acromion, que en este género presenta una morfología particular, ya que, un poco por debajo de la cavidad glenoidea, sufre un brusco cambio de dirección formado así un ángulo recto; luego, vuelve a cambiar de dirección para retornar a su orientación original, describiendo una curvatura muy marcada. Ya en su porción terminal, el acromion, vuelve nuevamente a cambiar de

dirección para posteriormente retornar a su orientación inicial. La espina de la escápula divide la cara externa en las fosas supraespinosa y subespinosa. La fosa supraespinosa es la más pequeña, no presenta accidentes de relevancia, a excepción de una serie de pequeñas crestas. Asimismo, en el borde inferior, cerca del punto de unión con el borde antero-superior, aparece la espina coracoide, la que limita por delante la escotadura coracoides. Esta última, en su porción posterior e inferior, da origen a la apófisis coracoides, que presenta la particularidad de poseer su borde muy engrosado, especialmente en su parte final. A su vez, la fosa subespinosa presenta una superficie ligeramente deprimida, especialmente en su mitad adyacente a la espina de la escápula. Toda su superficie muestra una serie de pequeñas crestas y estrías. La cavidad glenoide es alargada en sentido antero-posterior, de contorno subtriangular, con la mitad coincidente a la fosa supraespinosa más ensanchada y claramente cóncava.

En la cara interna existen cuatro importantes crestas que delimitan tres grandes áreas deprimidas de tamaño similar. Coincidente con la fosa supraespinosa, se encuentra la más superior; por debajo, se aprecian las dos restantes.

**Húmero.** Presenta un tamaño intermedio entre el de *N. pseudornatus* y el de *N. paskoensis*. En líneas generales, todas las estructuras anatómicas presentan un grado de desarrollo intermedio entre dichas especies. Como en *N. pseudornatus*, la fosa olecraniana es de contorno subelíptico, con su eje mayor ubicado en sentido transversal, en tanto el foramen entepicondiliano presenta la misma ubicación que en las restantes especies de *Neosclerocalyptus*, esto es, más proximalmente que en *Hoplophorus euphractus* y *Propalaehoplophorus*. En *H. euphractus* esta cavidad tiene una forma subtriangular. En el borde interno es notable la similitud de la cresta y el tubérculo de *N. pseudornatus*, pero aquí son más robustos (**Cap. 9, Tabla 6**).

**Ulna.** Es muy similar a la de las restantes especies de *Neosclerocalyptus*. La concavidad ubicada en la cara interna, inmediatamente por debajo de la cavidad sigmoidea es un poco más plana que en *N. pseudornatus*, aunque no tanto como en *N. paskoensis* (**Cap. 9, Tabla 8**).

**Radio.** Casi no existen diferencias de importancia con relación a *N. pseudornatus*. El único aspecto destacable es que en la cara interna, inmediatamente por debajo de la apófisis estiloides, existe una cresta muy evidente, seguida de una pequeña depresión. Estas estructuras no fueron observadas en *N. paskoensis* (**Cap. 9, Tabla 7**).

**Metacarpo.** Hay cuatro metacarpianos y su longitud decrece desde el segundo al quinto dedo. Todos presentan una forma cúbica, siempre con mayor desarrollo anteroposterior

que transverso. Aquél correspondiente al dedo II se caracteriza por su largo y su escaso desarrollo transversal, articulando por detrás con el trapecio y el trapezoide. El metacarpiano correspondiente al tercer dedo es más corto, pero mucho más robusto. Articula por detrás con el hueso grande y el ganchoso. El cuarto es más pequeño que los dos anteriores y está en contacto con el ganchoso. Por último, el quinto resulta muy pequeño al tiempo que articula con el cuneiforme.

**Dedos.** Cada dedo está constituido por tres falanges. Como en el carpo, es posible apreciar las mismas relaciones de tamaño. A nivel del dedo dos, se observa que son las de mayor longitud; aquéllas correspondientes al tercer dedo son más cortas, pero más anchas, mientras que las del cuarto son todavía más pequeñas; lo mismo acontece con el quinto dedo. Todas las falanges ungueales presentan una típica forma de pirámide, finalizando en una extremidad puntiaguda. Su morfología general es muy similar a la de *Panochthus*. En su cara articular, todas presentan dos cavidades glenoideas bien desarrolladas para su articulación con las falanges anteriores. En la cara ventral de la mayoría de las falanges se observa la existencia de pequeñas carillas articulares para la articulación con pequeños huesos sesamoideos.

**Fémur.** Es muy similar al de *N. pseudornatus*, aunque de mayor tamaño (lám. 14, fig. E); asimismo, es posible observar algunas otras diferencias. En la cara anterior, el área deprimida triangular es aquí bastante más profunda, a consecuencia de que la cresta que parte del trocánter mayor adquiere también un mayor desarrollo. Por otro lado, en el ejemplar (MLP 16-28) el cuello anatómico está en esta cara un poco mejor definido que en *N. pseudornatus*. A nivel de la epífisis distal, el hueco supratroclear parece estar algo más excavado que en *N. pseudornatus* y *N. paskoensis*. En la cara posterior, la notable depresión que se observa en *N. pseudornatus* por debajo del trocánter, está aquí presente, pero menos marcada (Cap. 9, Tabla 9).

**Tibio-fíbula.** Es algo más grande que la de *N. pseudornatus*, aunque no tanto como la de *N. paskoensis*. En este sentido, resulta morfológicamente muy similar a la de *N. pseudornatus* (Cap. 9, Tabla 10).

**Metatarso.** Está compuesto por cuatro huesos de morfología bastante diferente entre sí, pero que en todos los casos presentan los extremos algo ensanchados. El segundo metatarsiano es el más largo y delgado, mientras que el tercero resulta más corto pero de mayor diámetro transversal. El cuarto presenta su superficie dorsal claramente convexa, mientras que el quinto, que es el más pequeño, afecta una forma subtriangular.

**Falanges.** Cada dedo está formado por tres falanges, y en todos los casos, la primera falange es la más larga de las tres, en tanto que la segunda resulta sumamente corta. Las falanges ungueales del segundo, cuarto y quinto dedo presentan una forma claramente triangular, aunque están mucho menos extendidas anteroposteriormente que las de la mano. La del tercer dedo es algo más ancha que las restantes. En general, muestran cierta similitud con aquéllas de *Panochthus* y *Propalaeohoplophorus*.

**Escudete cefálico.** Sólo se conoce uno, parcialmente restaurado y quebrado en su extremo distal derecho (CC 656). Hasta donde es posible observar, resulta morfológicamente muy similar al de *N. pseudornatus* (Cap. 9, Tabla 3).

**Coraza dorsal.** Como resulta común en todas las especies de *Neosclerocalyptus*, se caracteriza por ser baja, alargada y subcilíndrica, de perfil superior casi recto (lám. 15, fig. A) (Cap. 9, Tabla 4). El número de hileras transversales de placas puede variar entre 50-53. Un rasgo distintivo de esta especie es la presencia de una constricción media que divide la coraza en una mitad anterior y otra posterior (láms. 12 y 15, fig. A), situación que ya había sido percibida por Burmeister (1870-1874: 160). Las placas que bordean la escotadura caudal son, en la línea medio dorsal, rectangulares, con una figura central subelíptica de superficie generalmente cóncava, que hacia los márgenes está rodeada por una hilera de figuritas poco desarrolladas, pero que son más evidentes hacia el borde anterior. Como en algunos ejemplares de *N. pseudornatus* y *E. proximus*, puede aparecer una hilera accesoria de figuritas en el borde anterior de la figura central, que también están presentes en el borde posterior de las placas de la hileras transversales siguientes, de modo que es posible observar hasta cuatro hileras de periféricas entre dos figuras centrales contiguas. Esta multiplicación de figuritas periféricas en los bordes anterior y posterior puede extenderse hasta la séptima hilera. De la región media hacia los laterales de la coraza, las placas se van haciendo progresivamente más pequeñas al tiempo que la figura central adquiere un contorno más circular. Hacia delante, siguen cinco o seis hileras transversales de placas rectangulares, orientadas en sentido anteroposterior y con la figura central rodeada de 10-12 figuritas, mientras que hacia la región más ventro-lateral las placas se vuelven más isodiámtricas y las figuras centrales tienden a ser más redondeadas. De la hilera 7° a la 14°, las placas del dorso presentan cinco o seis lados al tiempo que las figuras centrales son de contorno más circular, y en algunos casos, existe una pequeña depresión media. El número de figuritas periféricas puede variar en esta región de 7 a 9. Hacia los lados, la figura central aumenta de tamaño y las figuritas periféricas se hacen más pequeñas. De la hilera 14 a la 30 las placas son

predominantemente pentagonales, y cada figura está rodeada por 9-11 periféricas; hacia los márgenes, las placas, rectangulares adquieren un mayor diámetro longitudinal que dorsoventral. Por delante, en la línea medio-dorsal, las placas no muestran diferencias de importancia, pero aquéllas adyacentes a la escotadura cefálica son más pequeñas y hexagonales. Hacia los márgenes de la coraza las placas son hexagonales y se vuelven aún más pequeñas, mientras que las de ubicación más ventral se tornan rectangulares. En la región de las “alas”, las placas se caracterizan por tener cinco o seis lados y disminuir de tamaño hacia adelante, en donde el desarrollo de las figuritas periféricas es casi nulo y los forámenes son muy evidentes.

**Anillos caudales.** Son morfológicamente similares a los de *Eosclerocalyptus proximus*. Están presentes en número de cinco, y van disminuyendo progresivamente su diámetro. Como en *E. proximus*, cada anillo está constituido por dos hileras de placas. La hilera posterior está formada por placas pentagonales y ligeramente más largas que anchas. Cada figura central, subcircular o algo extendida en sentido transversal, está rodeada por una hilera de periféricas, a excepción del borde posterior, en donde faltan por completo, mostrando cierta analogía con los Glyptodontidae Glyptatelinae. A su vez, la hilera más proximal está conformada por placas mucho más extendidas anteroposteriormente, y que se articulan con las posteriores en su punto de contacto. Como en las placas de la hilera posterior, presentan cinco lados y cada figura central está rodeada por una hilera de periféricas que también faltan en el borde posterior. Por delante de la hilera anterior de periféricas, las placas se adelgazan notablemente, constituyendo el área de articulación con el anillo siguiente, que está formada por una parte anterior en forma de tecla, cuya zona media tiene un surco con numerosas perforaciones vasculares, pero menos evidentes que en *E. proximus*. Como se observa en *E. proximus*, cada placa se adelgaza aún más en su tercio proximal y se inclina hacia afuera, de tal modo que forma una estructura que impide los desplazamientos de los anillos caudales hacia atrás.

**Tubo caudal.** Presenta una morfología muy similar a la de *N. pseudornatus* y *N. paskoensis* (lám. 15, fig. B y C); sin embargo, en uno de los ejemplares (**MMP 4300**) se observa que las figuritas periféricas están muy poco diferenciadas, como en *N. gouldi*, adquiriendo el aspecto de pequeños tubérculos en toda la longitud del tubo, tanto en la cara dorsal como en los laterales. A su vez, en la cara ventral las figuritas periféricas son casi inexistentes, especialmente a nivel del eje medio longitudinal (**Cap. 9, Tabla 5**)

### Distribución geográfica y estratigráfica

Dentro del ámbito de la provincia de Buenos Aires, los registros seguros corresponden a dos ejemplares (**MLP 16-28** y **MACN 8091**) exhumados de las barrancas ubicadas al norte de Mar del Plata, posiblemente provenientes de la Formación Miramar (ver Kraglievich, 1953). Estas secuencias sedimentarias han recibido escasa atención, comparadas con aquéllas secuencias que se ubican al Sur de esta ciudad, en donde ya se han efectuado numerosos estudios paleontológicos, paleomagnéticos y sedimentológicos (Bidegain *et al.*, 2003).

Estas series sedimentarias expuestas al Norte de Mar del Plata fueron estudiadas desde los tiempos de Ameghino (1908), quien reconoció en su parte basal al Ensenadense, al que suprayacía el Bonaerense. Estudios magnetoestratigráficos (Bidegain *et al.* 1998, 2003) y bioestratigráficos (Tonni *et al.*, 1998) de los niveles ensenadenses, indican sedimentos algo más recientes que los de las “Toscas del Río de La Plata”, y aunque todavía no se han realizado dataciones absolutas, su antigüedad podría estar ubicada entre los 0.98 – 0.50 Ma (Ensenadense medio-tardío; Tonni *et al.*, 1998; Bidegain *et al.*, 2003). Otro registro, representado por una coraza dorsal completa asociada a un tubo caudal (**MMP 4300**), ha sido hallado con certeza en la Formación Miramar, en la localidad de Mar del Plata (ver Isla y Dondas, 2001). Los sedimentos de esta unidad fueron inicialmente nominados por Ameghino (1908) como Formación Ensenada y como piso Ensenadense por Frenguelli (1928). Fue recién Kraglievich (1952) quien la reconoció formalmente y le asignó el nombre de Formación Miramar, que infrayace a la Formación San Andrés y suprayace a la Formación Arroyo Seco (Bidegain *et al.*, 1998), y posee un espesor que varía entre 1 y 3 metros. Está compuesta básicamente por sedimentos de origen fluvio-lacustre, y es posible distinguir varios tipos litológicos: “...conglomerados de fenoclastos de limo endurecido cementados por limo arcilloso verdoso o pardo grisáceo. Lentes de limo muy arcilloso verde o azul y camadas lenticulares de acarreo fluvial compuestas por pequeños fragmentos rodados de rocas...en su sección superior comprende bancos loésicos pardos cubiertos por una costra calcárea...” (Kraglievich, 1952: 18; ver también Isla y Dondas, 2001). En una primera instancia, Orgeira (1987) y Tonni *et al.* (1992) correlacionaron esta unidad con el Chron Matuyama (2.48-0.73 Ma). Posteriormente, Cione y Tonni (1995, 1999) asignaron esta formación al Ensenadense *s.l.* (ca. 2.0– 0.5 Ma). La presencia del Notoungulata *Mesotherium cristatum* (probablemente un taxón exclusivo de los niveles medios y superiores del Ensenadense, de polaridad reversa; ver Cione y Tonni, 2005)



permite, en primera instancia, sostener una posible correlación con los sedimentos de las toscas del Río de La Plata.

Otro ejemplar proviene del Ensenadense de la localidad de San Pedro (**MSP 12**). Diferentes estudios paleomagnéticos y magnetoestratigráficos (Bobbio *et al.*, 1986; Nabel, 1993; Nabel *et al.*, 1990, 1993) han puesto en evidencia que estas secuencias se corresponden con la sección superior de la Formación Ensenada (Ensenadense tardío) y con la Formación Buenos Aires (Bonaerense) destacando que el límite Brunhes-Matuyama (0.73 Ma) fue hallado en la parte terminal de la Formación Ensenada. Litológicamente, está compuesta por sedimentos limo arcillosos en su parte basal (unidad I) y limo-arenosos de coloración castaño claro o gris amarillento hacia el techo de la formación (unidades II-V). Toda la secuencia se caracteriza por poseer un alto contenido de vidrio volcánico, que se vuelve aún más evidente en niveles cercanos al límite Brunhes-Matuyama, posiblemente de origen eólico (Nabel *et al.*, 1993).

Fuera del ámbito de la provincia de Buenos Aires, existe un cuarto registro (**CC 656**), proveniente de la localidad de Granadero Baigorria, provincia de Santa Fe, y exhumado de las barrancas del río Paraná. El material fue asignado por Castellanos (*in sched.*), en la década de 1960, al “Pleistoceno inferior” (= “Belgranense”). En la actualidad el “Belgranense” en el sentido de Ameghino (1889) y Castellanos (*passim*) corresponde al lapso comprendido entre finales del Ensenadense y comienzos del Bonaerense (Pleistoceno medio) (Cione y Tonni, 1995). Se interpreta que este material pudo haber sido exhumado de sedimentos correspondientes a la Formación Rosario, de antigüedad Ensenadense y que forma gran parte de las barrancas del río Paraná, desde Rosario hasta la localidad de Puerto San Martín. Sus sedimentos se caracterizan por un predominio de limos duros, de coloración castaño rojizos y verdes, con escasa presencia de concreciones de carbonato de calcio y nódulos de manganeso (Iriondo, 1987).

### **Contexto paleoclimático y paleambiental**

En *N. ornatus* (0.98-0.50 Ma), la tendencia relacionada al aumento y la neummatización de los senos fronto-nasales se acentúa. Una asociación de microvertebrados (particularmente *Lestodelphys halli*, *Tympanoctomys barrerae*, *Thinocoridae*, etc.) provenientes del norte de Mar del Plata (Ensenadense medio- tardío; 0.98-0.50 Ma), más recientes que aquéllos de las “Toscas del Río de La Plata”, muestran la prolongación de las condiciones climáticas establecidas durante el Sanandrense-Ensenadense, esto es, un clima marcadamente frío y árido (Tonni *et al.*, 1998). De

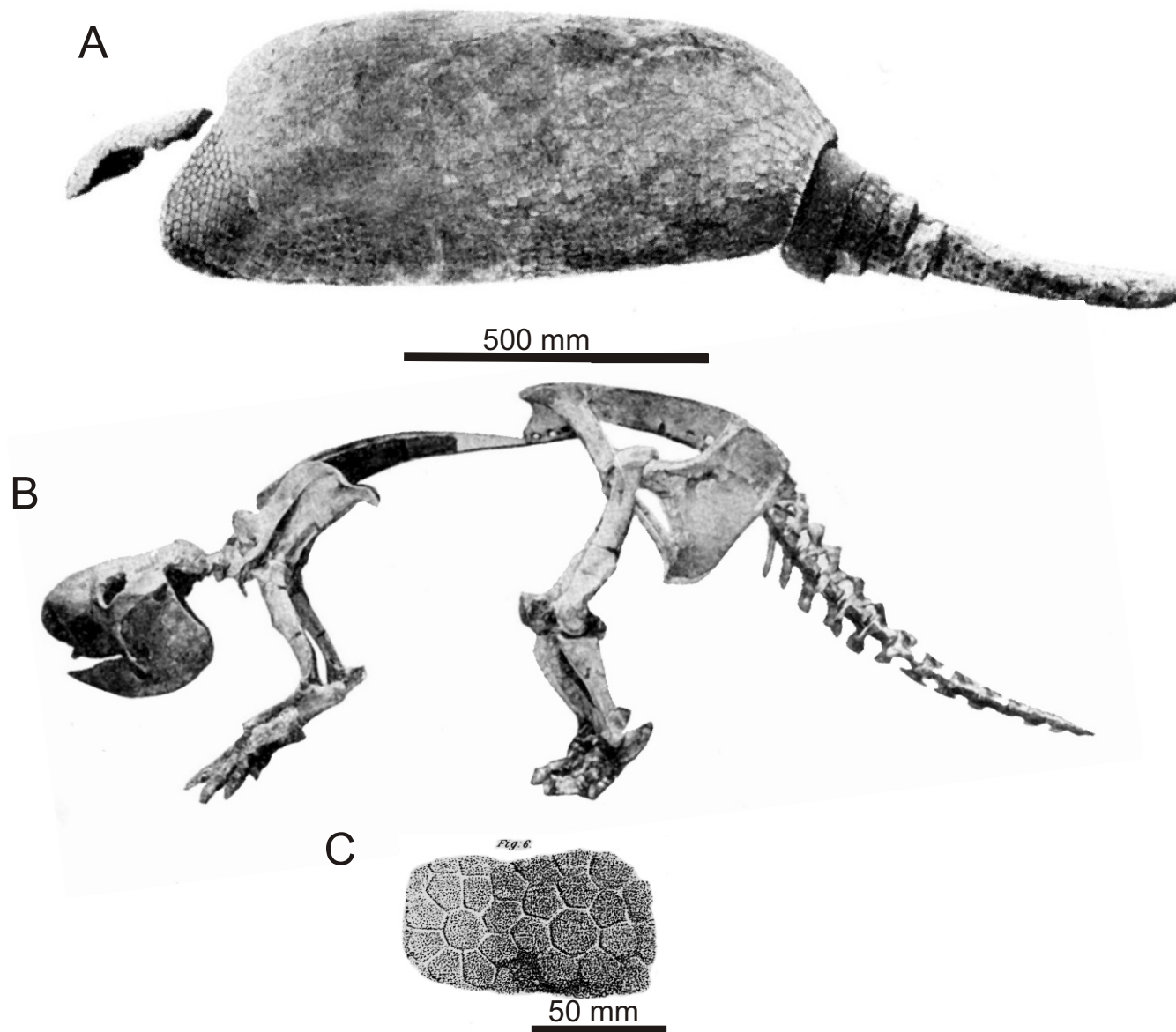
acuerdo a Tonni *et al.* (1998) esto podría correlacionarse con un evento de frío global ocurrido en el lapso 0.80-0.50 Ma. En este sentido, Verzi *et al.* (2002) han observado la presencia del Octodóntido *Tympanoctomys cordubensis* (Ameghino, 1889) en el actual territorio de la provincia de Córdoba (cerca de la ciudad capital) y en la provincia de Buenos Aires, en sedimentos fechados en 0.90-0.78 Ma. *Tympanoctomys* es actualmente el roedor mejor adaptado a condiciones xéricas extremas en América del Sur (Ojeda *et al.*, 1999), y su presencia indica la existencia de un clima árido y frío durante ese lapso.

En la provincia de Córdoba los estudios de Sagayo (1975) efectuados sobre la Formación Brochero (Plioceno tardío-Pleistoceno medio) indican la presencia de un clima mayormente frío y seco. Sin embargo, también han sido hallados indicadores de pulsos más cálidos y húmedos, particularmente *Akodon* cf. *A. cursor* en las secuencias ensenadenses del norte de Mar del Plata, Buenos Aires (Pardiñas, 1995).

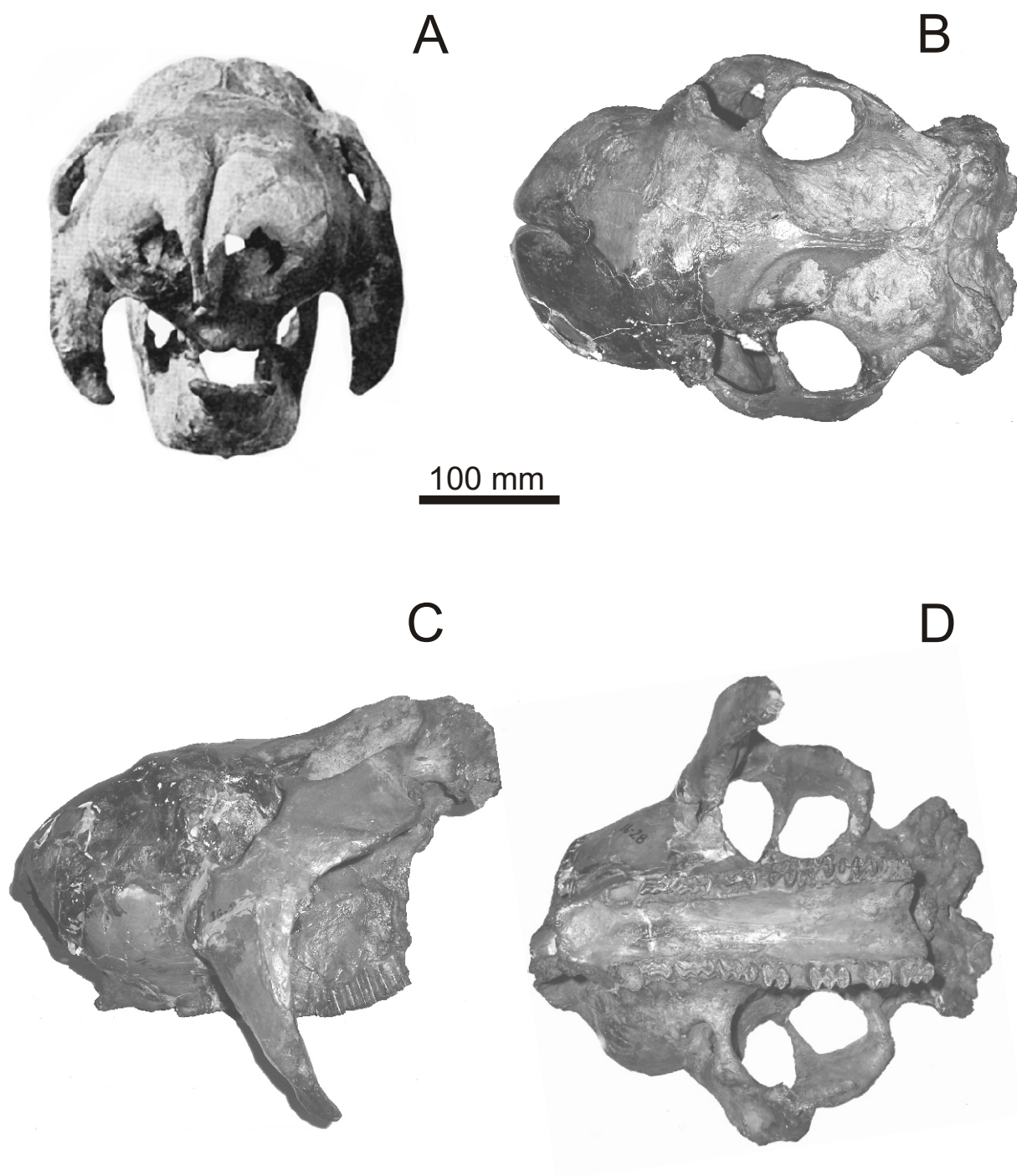
Desde una perspectiva sedimentológica, una serie de estudios efectuados en la sección más superior de la Formación Ensenada y de la Formación Buenos Aires en la ciudad de La Plata, provincia de Buenos Aires, muestran en toda la secuencia una alternancia de loess y paleosuelos, que indican cambios climáticos cíclicos, de fríos y áridos o semiáridos (loess), a más cálidos y húmedos (paleosuelos) (Tonni *et al.*, 1999).

Una serie de estudios paleomagnéticos efectuados en sedimentos de los alrededores de la localidad de Baradero, Buenos Aires (ver Nabel *et al.*, 1990, 1993), muestran un notable incremento en la cantidad de vidrio volcánico hacia la parte superior de la Formación Ensenada, cercano al límite Brunhes-Matuyama (0.78 Ma). Por otro lado, la base de la zona de polaridad Brunhes muestra una sedimentación mayormente loésica (Nabel *et al.*, 2000). En principio, ambos fenómenos se correlacionarían con un aumento de la aridez y frío, que concuerda con la evidencia paleontológica disponible (Tonni *et al.*, 1999). Los taxones propios de ambientes cálidos y húmedos (e.g. Tapiridae, Procyonidae y Echymidae) que se registran en el Ensenadense temprano y medio (Nabel *et al.*, 2000), desaparecen más tardíamente, al tiempo que se registran taxones adaptados a ambientes más áridos (*Microcavia*, *Reithrodon*, *Zaedyus* y *Tolypeutes*; Tonni y Cione, 1994). Sin embargo, el paleosuelo ubicado en el límite Brunhes-Matuyama puede indicar, en principio, cierta estabilidad climática y la presencia de una cobertura vegetal conspicua (Nabel *et al.*, 2000; Voglino y Pardiñas, 2005). El estudio de una secuencia atribuible al Ensenadense más cuspidal (ca. 0.78 Ma), en la localidad de Ramallo, al norte de la provincia de Buenos Aires, es concordante con este modelo, en tanto es observable una transición de las condiciones cálidas y húmedas a las frías y áridas (e.g.

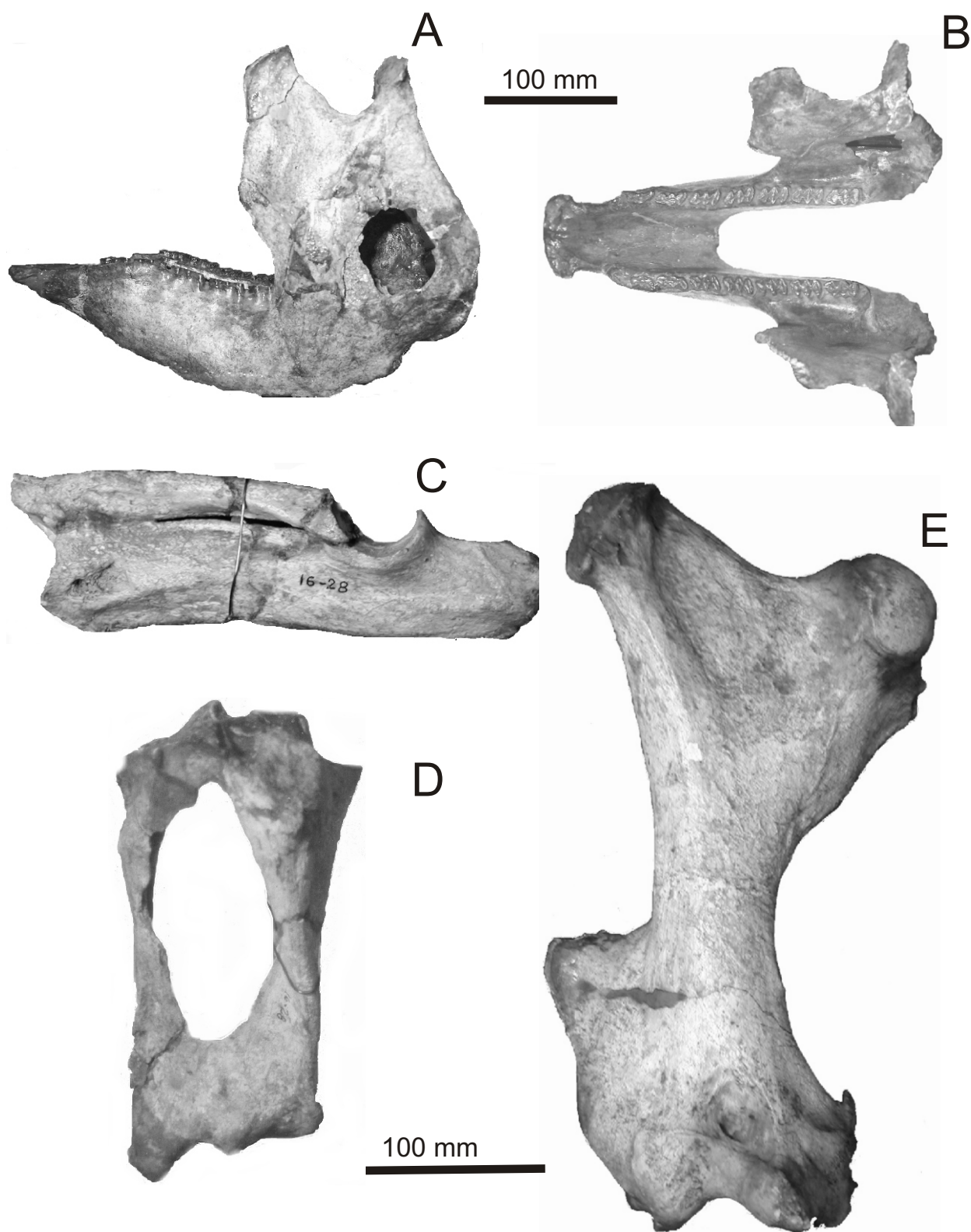
*Lestodelphys* y *Microcavia*), inmediatamente por arriba del límite Brunhes-Matuyama (ca. 0.73 Ma) (Voglino y Pardiñas, 2005). A menores latitudes (Tarija, Bolivia), MacFadden (2000) ha observado coincidentemente que, en la sección más superior de la Formación Tolomosa (ca. 1.1-0.70 Ma), se aprecia un cambio en la composición faunística, desde condiciones ambientales áridas a otras más húmedas y cálidas.



**Lámina 12.** *Neosclerocalyptus ornatus* (neotipo; MLP 16-28). **Fig. A**, escudete cefálico, coraza dorsal, anillos y tubo caudal en vista lateral izquierda; **Fig. B**, esqueleto completo en vista lateral izquierda; **Fig. C**, dos placas asociadas de la coraza dorsal (holotipo; RCS 3606).

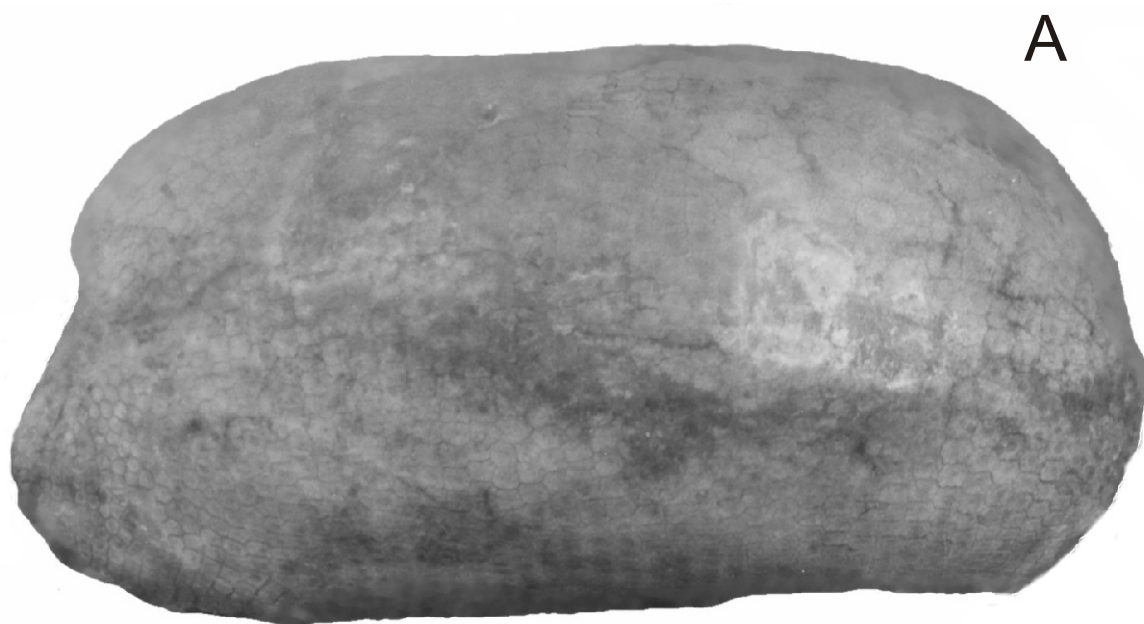


**Lámina 13.** *Neosclerocalyptus ornatus* (neotipo; MLP 16-28). **Fig. A**, cráneo en vista anterior; **Fig. B**, en vista dorsal; **Fig. C**, en vista lateral izquierda; **Fig. D**, en vista ventral

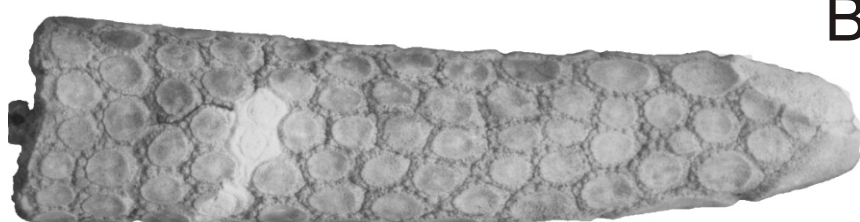


**Lámina 14.** *Neosclerocalyptus ornatus* (neotipo; MLP 16-28). **Fig. A**, mandíbula en vista lateral izquierda; **Fig. B**, en vista oclusal; **Fig. C**, radio y ulna izquierda en vista lateral externa; **Fig. D**, tibio-fíbula derecha en vista anterior; **Fig. E**, fémur derecho en vista anterior

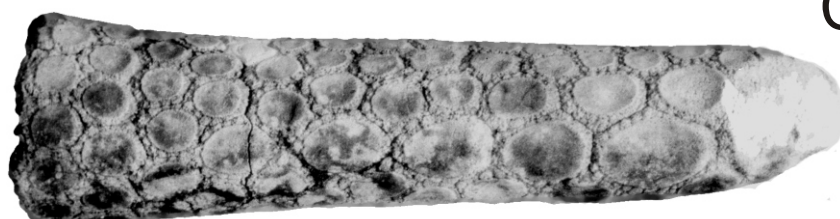




200 mm



100 mm



**Lámina 15.** *Neosclerocalyptus ornatus* (MMP 4300). **Fig. A**, coraza dorsal en vista lateral izquierda; **Fig. B**, tubo caudal en vista dorsal; **Fig. C**, en vista lateral izquierda

### 3.2.6. *Neosclerocalyptus gouldi* n. sp.

#### Lámina 16

**Etimología:** en honor a Stephen Jay Gould (1941-2002), prominente paleontólogo y divulgador científico, quien asimismo fue un acérrimo crítico contra todas las formas de opresión y contra los usos sociales de la ciencia como fundamento ideológico del poder.

**Holotipo.** MCA 2010, cráneo y escudete cefálico, húmero derecho y fragmento de coraza dorsal (**lám. 16**).

**Localidad tipo.** Intersección entre la Ruta nº 41 y camino de tierra hacia la localidad de San Andrés de Giles, Buenos Aires.

**Material referido.** MACN 15133, cráneo y escudete cefálico parcialmente reconstruidos y mandíbula.

**Diagnosis.** Hoplophorini similar a *N. paskoensis*, pero de conformación más robusta. Cráneo con la región parieto-occipital dirigida hacia abajo, como en *N. paskoensis*; procesos supraoccipitales y paraoccipitales de gran desarrollo y muy expandidos lateralmente. Cresta sagital reemplazada por una concavidad media, que se extiende desde la confluencia de ambas crestas nuchales hasta aproximadamente el tercio posterior de los frontales. Arcos cigomáticos y procesos descendentes de los maxilares de mucho mayor desarrollo que en las restantes especies de *Neosclerocalyptus*, presentando en su borde externo prominentes crestas y rugosidades que se extienden hasta la parte más ventral de los procesos descendentes. Senos fronto-nasales similares a los de *N. paskoensis*, pero ligeramente menos expandidos lateralmente y menos neumatizados, separados de los maxilares y frontales y entre sí por una hendidura. Entre ambas cavidades nasales existe un *septum* muy desarrollado. Foramen infraorbitario de mayor diámetro que el de *N. paskoensis*, similar al de *N. ornatus*. Molariformes superiores casi indiferenciables con los de *N. paskoensis*. Mandíbula robusta, especialmente por el gran diámetro anteroposterior de las ramas ascendentes, como en *N. ornatus*. Primer molariforme inferior simple y elongado en sentido longitudinal; el segundo molariforme lobulado de modo incipiente; el resto francamente trilobulados.

**Distribución cronológica y geográfica.** Pleistoceno medio-tardío (Bonaerense; *ca.* 0.50-0.13 Ma.) (Cuadro 2). San Andrés de Giles, provincia de Buenos Aires, Argentina (Mapa 4).



### Descripción anatómica

**Cráneo.** Es de morfología general similar a *N. paskoensis*, de perfil superior convexo, pero mucho más robusto (lám. 16, figs A-D).

En vista lateral, se observa que la región parieto-occipital está dirigida hacia abajo, como en *N. paskoensis* y *E. tapinocephalus*. El arco cigomático es mucho más robusto que en el resto de las especies de *Neosclerocalyptus*, (aunque proporcionalmente más corto) con un gran tubérculo en su extremo postero-inferior (lám. 16, fig. C). La escotadura orbitaria es claramente elíptica, con un notable desarrollo dorsoventral. El proceso descendente del maxilar es también sumamente fuerte y presenta, a nivel de su borde latero-externo, una serie muy marcada de rugosidades. Los senos fronto-nasales son muy similares a las de *N. paskoensis*, al tiempo que están separados de los maxilares y frontales por una hendidura en “V” menos evidente que en *N. ornatus* (lám. 16, fig. C).

Dorsalmente, los parietales y frontales tienen un diámetro transversal mayor que en las especies ensenadenses, mientras que la cresta sagital observada en *N. pseudornatus* y *N. ornatus* está aquí reemplazada por una concavidad media que se extiende aproximadamente hasta el tercio posterior de los frontales, en donde se bifurca para ponerse en contacto con el inicio de las apófisis postorbitarias. Por delante, se observa la hendidura que separa los nasales del resto del cráneo, que no alcanza la profundidad observada en *N. ornatus*.

En vista ventral, resulta destacable el gran diámetro del foramen infraorbitario, similar al de *N. ornatus*, que se ubica a nivel de la proyección del plano del M3 (lám. 16, fig. D); ambas series dentarias tienden a separarse en sentido proximal. El área del paladar ubicada por delante del M1 no se ha conservado; sin embargo, puede inferirse una morfología muy similar a la del resto de las especies de *Neosclerocalyptus*. El M1 es simple, pero un poco más elongado que en *N. pseudornatus* y *N. ornatus*; el M2 es ya trilobulado, mientras que el resto de los molariformes (M3-M8) no presenta diferencias de importancia con respecto a *N. pseudornatus*, *N. ornatus* y *N. paskoensis*.

En vista occipital, el rasgo más destacable es el muy acentuado desarrollo de los procesos supraoccipitales y paraoccipitales, que también se hallan muy expandidos hacia fuera. El foramen *magnum* es de contorno más circular que en las especies ensenadenses, como en *N. paskoensis*, seguramente vinculado con la mayor altura que alcanza el cráneo. Como en *N. ornatus*, las coanas adquieren un contorno subrectangular, con mayor desarrollo dorsoventral que transversal.

En vista frontal, se aprecia que las aberturas nasales son de mayor tamaño, y de forma similar a las de *N. ornatus*, pero con los bordes libres de los nasales sin ningún tipo de curvamientos. El *septum* que separa ambas cavidades está muy desarrollado, más aún que en *N. ornatus* y *N. paskoensis*, mientras que la morfología de los senos es muy similar a la de *N. paskoensis*, pero con un grado de neumatización y expansión lateral algo menor (**Cap. 9, Tabla 1**).

**Mandíbula.** Resulta muy afín morfológicamente a la de *N. ornatus* y *N. pseudornatus* (lám. 16, figs. E y F). Los únicos aspectos destacables son el mayor grado de lobulación del m2 (lám. 16, fig. F) y la apófisis coronoides de la rama ascendente que se eleva un poco por encima del cóndilo. Además, es posible observar una serie de crestas ubicadas en el tercio superior del borde anterior de la rama ascendente, inmediatamente por debajo de la apófisis coronoides. Por último, la escotadura sigmoidea es un poco más profunda que la de *N. ornatus*, más parecida en este sentido a la de *N. paskoensis* (**Cap. 9, Tabla 2**).

**Escudete cefálico.** Al igual que en las demás especies de *Neosclerocalyptus*, las placas de mayor tamaño están en el área central de la mitad proximal, y disminuyen de tamaño distal y lateralmente (lám. 16, fig. B). Cada placa lleva una gran figura central circular o subcircular, de superficie lisa y plana, aunque en las de mayor tamaño puede observarse una pequeña concavidad en su parte media. Alrededor de cada figura central existe una hilera de figuritas de pequeño tamaño, pero ligeramente mejor definidas (particularmente en aquellas placas de mayor tamaño) que en *N. pseudornatus* y *N. ornatus*, al tiempo que éstas se vuelven más rudimentarias en la región del escudete que cubre los senos fronto-nasales, hasta casi desaparecer en las más ventrales (lám. 16, fig. B). En los demás aspectos, no se observan diferencias significativas con las otras especie de *Neosclerocalyptus* (**Cap. 9, Tabla 3**).

### **Distribución geográfica y estratigráfica**

Ameghino (1889: 32-36) utilizó el término Bonaerense como sinónimo de “Pampeano superior”. Para este autor (Ameghino, 1889: 32), el Bonaerense se caracterizaba desde un punto de vista sedimentológico “...por tener en general una menor proporción de cal y una cantidad mayor de arena, aunque en ciertos puntos contiene también grandes depósitos de toscas; sin embargo, puede decirse, que es menos compacto y menos coherente que el pampeano inferior, y constituido por una masa de elementos pulverulentos”. Posteriormente, otros autores (Pascual *et al.*, 1965, 1966;

Marshall *et al.*, 1984) negaron la identidad del “Bonaerense”, sosteniendo que era indiferenciable desde una perspectiva faunística de aquella propia del Lujanense, por lo que este término cayó en desuso. Fue Reig (1981) uno de los primeros en sostener una diferenciación dentro de la Edad Mamífero Lujanense (*sensu* Pascual *et al.*, 1965) y, retomando las ideas de Ameghino, propuso su división en dos subedades: Bonaerense y Lujanense. Más recientemente, se ha vuelto a incorporar, dentro de los esquemas cronobioestratigráficos, el Piso Bonaerense, ya que si bien no está bien diferenciado litológicamente del Lujanense *s.s* (*sensu* Ameghino, 1889), sí existe una clara diferenciación bioestratigráfica (ver Cione y Tonni, 1995, 1999). Actualmente, el Bonaerense está bioestratigráficamente sustentado por la biozona del Tardigrada *Megatherium americanum* (Cione y Tonni, 1999, 2005).

Una detallada descripción mineralógica del “Bonaerense” fue efectuada por Frenguelli (1957: 35) “*Su grano es fino y homogéneo, su masa recorrida por innumerables canalículos dejados por raíces finísimas, es poroso, no estratificado, levemente calcarífero y de color uniformemente pardo claro, generalmente con tinte rojo*”.

La mayoría de las unidades geológicas reconocidas para el Bonaerense están dentro del actual ámbito de la provincia de Buenos Aires, y se encuentran representadas por la Formación Buenos Aires (ver Parodi y Parodi, 1952), el “Piso Bonaerense” y “Piso Belgranense” (*sensu* Ameghino, 1889) (Cione y Tonni, 1999). Aunque no se tiene certeza, la extensión cronológica del Piso Bonaerense podría abarcar el lapso aproximado de 0.5 a 0.13 Ma (Cione y Tonni, 1999). Para Mac Fadden (2000) el límite entre el Ensenadense y el Bonarense podría ser un poco más antiguo, y situarse alrededor de los 0.6 Ma.

El registro más completo de *Neosclerocalyptus gouldi* está constituido por un cráneo y escudete cefálico completos de un ejemplar proveniente de sedimentos bonaerenses de los alrededores de San Andrés de Giles, provincia de Buenos Aires (MCA 2010). Otro ejemplar, representado por un cráneo parcialmente completo pero en mal estado de preservación, ha sido exhumado de la localidad de Zárate, provincia de Buenos Aires. Análisis paleomagnéticos y cronoestratigráficos efectuados en esta región, indican que los sedimentos portadores son correlacionables con la Formación Buenos Aires (ver Parodi y Parodi, 1952), cuya base está dentro del Chron Matuyama (de polaridad reversa), aunque la mayor parte se incluye dentro del Chron Brunhes (de polaridad normal) (Bobbio *et al.*, 1986; Nabel, 1993; Nabel *et al.*, 2000).

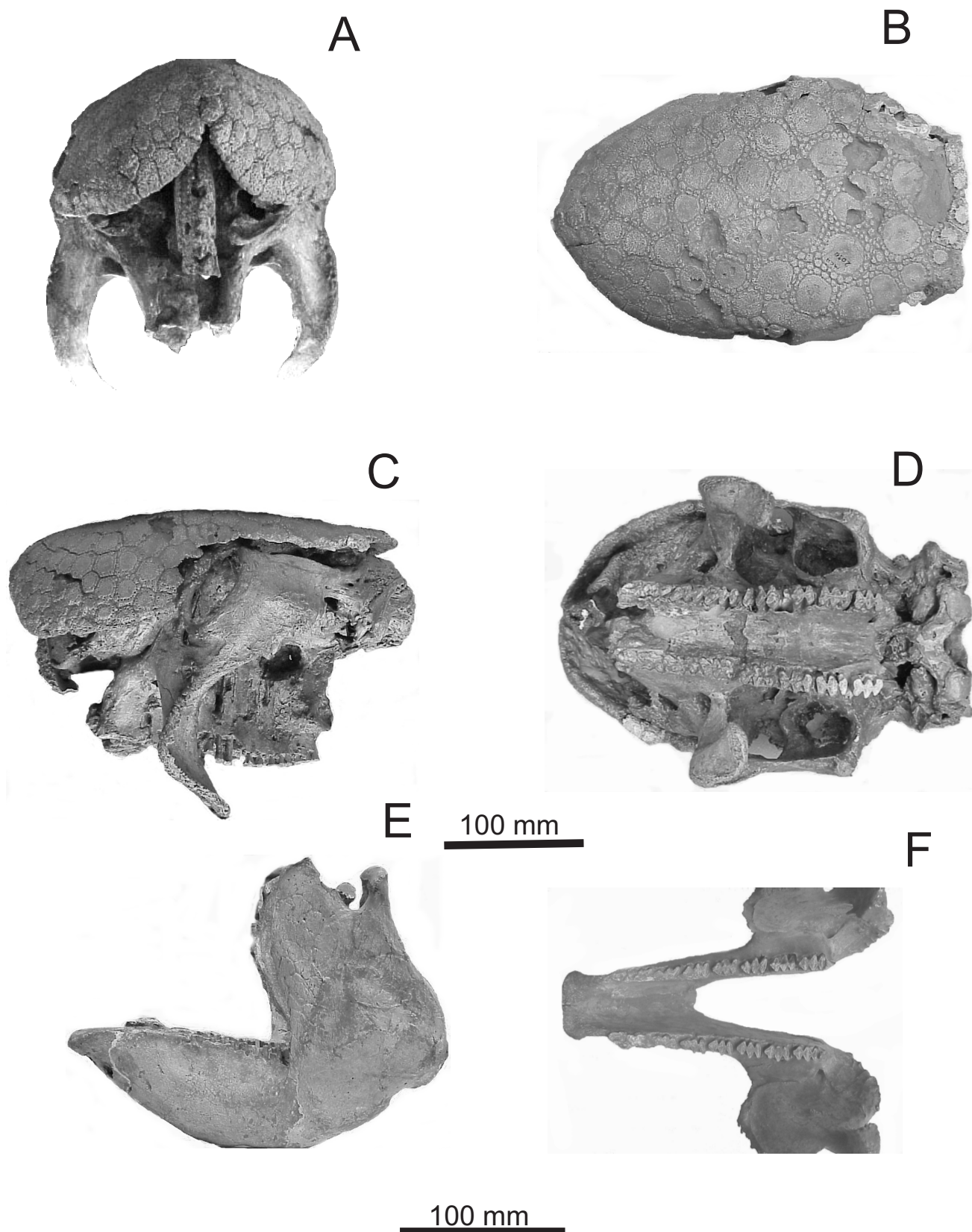
Sedimentológicamente, esta unidad es muy similar a la formación infrayacente (Formación Ensenada), pero los sedimentos están menos consolidados (Tonni *et al.*, 1999) y la predominancia de esmectitas puede vincularse con un mayor contenido de agua al momento de su sedimentación (Nabel *et al.*, 1995).

### **Contexto paleoambiental y paleoclimático**

Estudios sedimentológicos realizados sobre la Formación Buenos Aires muestran que está constituida, al igual que la Formación Ensenada, por una alternancia de loess (depositados bajo condiciones áridas y frías) y paleosuelos (indicadores de condiciones climático-ambientales más húmedas y cálidas), pero con sedimentos menos consolidados que en la unidad subyacente (Formación Ensenada) (Orgeira *et al.*, 1998; Tonni *et al.*, 1999; Nabel *et al.*, 2000). En este sentido, el Bonaerense parece representar un lapso predominantemente árido o semiárido y frío (Cione y Tonni, 2001), con breves períodos intercalados más húmedos y cálidos (Tonni y Cione, 1994). Esto se ve respaldado por evidencia sedimentológica y paleofaunística, ya que en la parte más superior de la Formación Ensenada existe un claro predominio de la sedimentación loésica, que indica un giro hacia condiciones más áridas y frías (Tonni *et al.*, 1999; Nabel *et al.*, 2000), así como la presencia de taxones claramente adaptados a este tipo de ambientes (e.g. *Lestodelphys halli*, *Microcavia*, *Ctenomys* y *Zaedyus*; Nabel *et al.*, 2000); se produce de este modo un importante recambio faunístico entre el Ensenadense y Bonaerense (Ameghino, 1889; Tonni *et al.*, 1999; Cione y Tonni, 2001).

En este contexto, Tonni y Fidalgo (1982) y Tonni *et al.* (1993) describen una asociación de micromamíferos asignables al Pleistoceno temprano-tardío proveniente de Punta Hermengo, provincia de Buenos Aires. Concluyen que toda la secuencia se depositó mayormente bajo condiciones frías y áridas, hipótesis apoyada por la presencia, entre otros taxones, de *Lestodelphys halli*, *Microcavia* y *Ctenomys*. Sin embargo, también fueron detectadas condiciones de mayor humedad, representadas por sedimentos limolíticos y lentes de clastos de “toscas”. Pardiñas y Lezcano (1995), analizando una asociación faunística proveniente del nordeste de la provincia de Buenos Aires, asignada al Bonaerense, hallaron una interesante agrupación de taxones de requerimientos ecológicos cálidos y húmedos (e.g. *Lundomys* y *Oxymycterus*) con otros claramente adaptados a ambientes secos o áridos (e.g. *Tolypeutes* y *Microcavia*). Esta situación podría estar indicando, asumiendo hipotéticamente que toda la fauna es sincrónica, la antigua existencia de un ambiente en mosaicos, creado por la alternancia de fases áridas y

frías con breves pulsos húmedos y cálidos. La presencia de breves pulsos húmedos y cálidos está también evidenciada por la presencia de un paleosuelo chernozoide en la Formación Pascua (Tonni y Fidalgo, 1978).



**Lámina 16.** *Neosclerocalyptus gouldi* n. sp. (holotipo; MCA 2010). **Fig A**, cráneo e vista anterior; **Fig. B**, escudete cefálico en vista dorsal; **Fig. C**, cráneo en vista lateral izquierda; **Fig. D**, en vista ventral; **Fig. E**, mandíbula en vista lateral izquierda; **Fig. F**, en vista oclusal

### 3.2.7. *Neosclerocalyptus paskoensis* (Zurita, 2002)

*Chacus paskoensis* Zurita, 2002 n. sin.

#### Láminas 17-22

**Holotipo.** Ctes-PZ 5879 (láms. 17 y 18), gran parte del cráneo y mandíbula; tubo caudal; mano completa, radio, cúbito y fémur, todos pertenecientes al lado derecho; mitad derecha de la coraza dorsal y del escudete cefálico.

**Localidad tipo.** Avia Terai, provincia del Chaco, Argentina (26°41'S y 60°44'O).

**Material referido.** MACN 18107, cráneo y mandíbula completas, atlas; fragmentos de coraza dorsal, del escudete cefálico y de los anillos caudales; miembros anterior y posterior izquierdos completos; MACN 14687, mandíbula sin ambas ramas ascendentes; MSP 33, cráneo roto a nivel de los senos fronto-nasales, mitad posterior de hemimandíbula izquierda con la rama ascendente y gran parte de una coraza dorsal; MMP 4301, coraza dorsal completa; AGM 002, cráneo, mandíbula y escudete cefálico; parte lateral derecha e izquierda de la coraza dorsal, fragmentos de los anillos y tubo caudal; AGM 007, hemimandíbula izquierda, tubo caudal, vértebras, escápula, húmero y fragmentos de coraza dorsal; AGM 006, cráneo, parte de la coraza dorsal, de la escápula y del tubo caudal de un individuo juvenil; MBM-PV 112, cráneo y mandíbula parcialmente reconstruidos, atlas, escudete cefálico, tubo caudal y coraza dorsal; CORD-PZ 1734, cráneo con el escudete cefálico asociado, mandíbula y numerosos fragmentos de placas de la coraza dorsal; MBM-PV 113, coraza dorsal parcialmente deformada; MNH 04, cráneo parcialmente completo con el escudete cefálico asociado; MCNL 6.4, coraza dorsal, MCNL 6.2 coraza dorsal con parte de la región lateral faltante; MCNL 6.3 coraza dorsal con parte de la región lateral faltante; LIL-PZ 4630, coraza dorsal; PV-UNS 141b, cráneo con parte de los senos fronto-nasales faltantes y hemimandíbula derecha; LIL-PZ 4500, coraza dorsal un poco deteriorada asociada a tres anillos y un tubo caudal; MMP 540-M, cráneo con los senos fronto-nasales faltantes y hemimandíbula izquierda; MMP 292-S, cráneo incompleto; CC 901, cráneo incompleto, hemimandíbula derecha y coraza dorsal; FCS 99-XIII-16-1, cráneo con los senos fronto-nasales ausentes y fragmentos de coraza dorsal; FCS 99-XI-15-1, hemimandíbula derecha, fragmento de escudete cefálico y coraza dorsal; FCS 99-XI-15-2, coraza dorsal; Ctes-PZ 5878, parte central de una coraza dorsal; Ctes-PZ 5877, coraza dorsal; Ctes-PZ 1677, mitad izquierda de cráneo en mal estado de preservación; MRFA 1009, cráneo

completo y escudete cefálico, hemimandíbula izquierda y numerosos fragmentos de coraza dorsal.

**Diagnosis.** Hoplophorini similar a *N. gouldi*, pero menos robusto. Coraza dorsal alargada, baja, subcilíndrica y de perfil superior casi completamente recto, sin el estrechamiento medio observado en *N. ornatus*. Cráneo con la región parieto-occipital dirigida hacia abajo, como en *N. gouldi*, y a diferencia de *N. pseudornatus* y *N. ornatus*, en los cuales está dirigida hacia arriba. Cresta sagital reemplazada, al igual que en *N. gouldi*, por una concavidad media que se extiende desde la cresta nucal hasta el tercio posterior de los frontales. Arcos cigomáticos elevados y procesos descendentes de los maxilares menos robustos que los de *N. gouldi*, parecidos a los de *N. pseudornatus* y *N. ornatus*. Senos fronto-nasales con el máximo grado de neumatización y expansión lateral, con los bordes libres sin ningún tipo de curvamientos (como en *N. gouldi*) y separados del resto del cráneo por una hendidura menos marcada que en *N. pseudornatus*, *N. ornatus* y *N. gouldi*. Cavidades nasales separadas entre sí por un *septum* muy desarrollado, especialmente en su mitad inferior. Región comprendida entre la hendidura naso-frontal y las apófisis postorbitarias del frontal de escaso desarrollo transversal y anteroposterior, debido a la gran neumatización de los senos, que en algunos ejemplares se hace evidente incluso por detrás de la hendidura naso-frontal. Foramen infraorbitario de pequeño diámetro, similar al de *N. pseudornatus*. Foramen *magnum* de diámetro transversal y dorso-ventral casi iguales, resultando en una forma circular. Mandíbula de conformación grácil, especialmente a nivel del diámetro anteroposterior de las ramas ascendentes. Molariformes sin diferencias significativas con los de las restantes especies.

**Distribución cronológica y geográfica.** Pleistoceno tardío-Holoceno temprano (Lujanense; ca. 0.13-0.008 Ma.) (Cuadro 2). Provincia de Buenos Aires: Carhué, San Pedro, Mar del Plata, Lobería, Centinela del Mar, Coronel Suárez, Bahía Blanca; Provincia de Córdoba: Ciudad de Córdoba, San Francisco, Arroyito, Despeñaderos y Río III; Provincia de La Pampa: Santa Rosa; Provincia de Tucumán: Tafi Viejo, San Miguel de Tucumán; Provincia de Santa Fe: Puerto San Martín y Granadero Baigorria; Provincia del Chaco: Avia Terai. Provincia de Corrientes: Bella Vista (Mapa 4).

**Aspectos históricos y taxonómicos.** Esta especie fue reconocida por Zurita (2002) a partir de un ejemplar (Ctes-PZ 5879) proveniente de sedimentos del Pleistoceno tardío del sector central de la provincia del Chaco (ver Iriondo, 1988; Zurita *et al.*, 2004). Al momento de su exhumación el ejemplar estaba completo y en muy buen estado de preservación, pero un desgraciado accidente con una retroexcavadora destrozó la mitad



derecha. Originalmente, este nuevo taxón fue incluido en un nuevo género y especie, *Chacus*, cuando el conocimiento de los Hoplophorini pleistocenos de Argentina estaba casi exclusivamente restringido a “*Sclerocalyptus*” *ornatus* (ver Lydekker, 1894).

Un nuevo examen de los materiales Tipo, en un contexto taxonómico mucho más enriquecido, sugiere que, de hecho, este nuevo taxón debe ser incluido dentro del género *Neosclerocalyptus*. Los principales caracteres que sustentan esta postura son: **a)** cráneo con los senos fronto-nasales claramente neumatizados y muy expandidos lateralmente; **b)** área ubicada por delante de las escotaduras orbitarias (nasales y frontales) de forma semicircular; **c)** área de contacto naso-fronto-maxilar con una evidente hendidura de sección en “V”; **d)** proyección del plano del foramen infraorbitario en relación a la serie dentaria coincidente con el M3; **e)** contorno del área ubicada por delante de las escotaduras orbitarias de aspecto semicircular; **f)** longitud de la región presentada de la sínfisis mandibular mayor a la longitud ocupada por el M1-M2; **g)** escudete cefálico amplio (especialmente a nivel naso-frontal), de contorno subcuadrangular y compuesto por un gran número de placas (alrededor de 80) de ornamentación similar a la de la coraza dorsal **h)** coraza dorsal baja, de contorno subcilíndrico y con los extremos antero-laterales expandidos en forma de “aletas”; **i)** lateralmente, existen 5-7 figuras ovales que aumentan de tamaño en sentido distal al tiempo que las últimas cuatro figuras laterales ocupan más de la mitad total de la longitud del tubo tu caudal.

### Descripción anatómica

**Cráneo.** Presenta una morfología general muy parecida a la de *N. gouldi*, pero es mucho menos robusto (láms 17, 19 y 21).

En norma lateral se observa, como en *N. gouldi* y *E. tapinocephalus*, la región parieto-occipital dirigida hacia abajo (láms. 19 y 21, fig. C). Los arcos cigomáticos, elevados y rectos, tienen una extensión anteroposterior proporcionalmente menor a los de *E. proximus*, *N. pseudornatus* y *N. ornatus*, y resultan, tanto en su parte escamosa como yugal, mucho menos robustos que los de *N. gouldi*, aunque de parecida morfología. Las escotaduras orbitarias son de forma subelíptica, con la mitad inferior dirigida hacia delante, hasta casi ponerse en contacto con la hendidura naso-frontal. Por delante, el área comprendida por el lacrimal, la parte más superior de los procesos descendentes de los maxilares y el yugal tiene un desarrollo anteroposterior sumamente escaso, debido principalmente al enorme grado de neumatización y expansión de los senos (láms 17, 19

y 21 fig. C). Estas estructuras se encuentran separadas de los frontales y maxilares, como es común en todas las especies de *Neosclerocalyptus*, por una hendidura en “V” (lám. 19, fig. C), la cual está mucho menos marcada que en *N. ornatus*, siendo más parecida a la de *N. pseudornatus*. Los procesos descendentes de los maxilares presentan una morfología muy similar a la de *N. gouldi*, pero son mucho menos robustos.

En vista dorsal, se observa que, como en *N. gouldi*, el área consistente en la cresta sagital en *N. pseudornatus*, *N. ornatus*, *E. proximus* y *E. tapinocephalus*, aquí está reemplazada por una concavidad media que se extiende desde la confluencia de las dos crestas nucas (que no son tan evidentes como en *N. pseudornatus*, *N. ornatus* y *N. gouldi*) hasta el tercio posterior de los frontales, sitio en que se bifurca hasta ponerse en contacto con el inicio de las apófisis postorbitarias de los frontales (láms. 17 y 21, fig. B); toda esta región y la parte terminal de los frontales se encuentra muy expandida transversalmente y con claros signos de neumatización (lám 19, figs B y C), en tanto que su extensión anteroposterior es pobre, ya que inmediatamente por delante se encuentra la hendidura naso-frontal. Por delante, los senos muestran el máximo grado de neumatización y expansión; consecuentemente, la hendidura que los separa de los frontales es, dorsalmente, apenas visible.

En vista occipital, el foramen *magnum* es de contorno casi completamente circular, consecuencia del gran desarrollo vertical que alcanza el cráneo, al tiempo que los procesos supraoccipitales y paraoccipitales son mucho menos robustos que en *N. gouldi*, similares a los de *N. ornatus* y *N. pseudornatus*. Las coanas son de forma subrectangular, como en *N. gouldi*.

Frontalmente (láms 17, 19 y 21, fig. A), se observa que las cavidades nasales son de gran tamaño, de forma subtriangular y con los bordes libres sin ningún tipo de curvamientos, como en *N. gouldi*, y a diferencia de *N. ornatus* y *N. pseudornatus*, en lo que el borde libre de los nasales está recurvado. El *septum* que separa ambas cavidades nasales tiene un fuerte desarrollo, especialmente en su mitad inferior, que se encuentra fuertemente anquilosada a los premaxilares. Internamente, los senos están rellenos de tejido trabecular muy esponjoso.

En norma oclusal, se advierte que las serie dentarias tienden a separarse en sentido proximal, mientras que los forámenes infraorbitarios son de pequeño diámetro, como en *N. pseudornatus*, aunque con el borde inferior no tan grueso, y de posición más externa que en *E. proximus*. La porción predentada del paladar muestra la morfología típica de las restantes especies de *Neosclerocalyptus* (**Cap. 9, Tabla 1**).

**Mandíbula.** Es muy similar a la de *N. pseudornatus*, *N. ornatus* y *N. gouldi*, pero más grácil, esencialmente en lo que hace al desarrollo anteroposterior de las ramas ascendentes (lám. 20, figs. A y B) (**Cap. 9, Tabla 2**). Además, todas las crestas óseas observadas en *N. gouldi* están aquí menos marcadas. Tanto el cóndilo como la apófisis coronoides están aproximadamente a la misma altura, y la escotadura sigmoides es algo más profunda (lám. 20, fig. A). En algunos ejemplares es también posible ver una serie de forámenes adicionales, generalmente en número de dos o tres, más pequeños y ubicados unos pocos centímetros por detrás de los forámenes mentonianos, a nivel del límite m2-m3.

**Húmero.** Es muy similar al de las restantes especies de *Neosclerocalyptus*, pero proporcionalmente más grande que el de *N. pseudornatus* y *N. ornatus*. La cabeza humeral parece estar un poco menos extendida transversalmente que en *N. pseudornatus*. En la cara anterior resulta destacable, en la epífisis distal, la cavidad coronoides, la cual está un poco más excavada que en *N. pseudornatus* y *N. ornatus*. En la cara posterior se aprecia que la cavidad olecraniana adquiere un contorno más circular, diferente de las especies ensenadenses, en donde esta cavidad es más bien subelíptica. En el borde interno, se aprecia una cresta que nace por debajo de la cabeza humeral, y que se dirige distalmente, finalizando en un prominente tubérculo de superficie muy rugosa. Toda esta estructura es mucho más robusta que en *N. pseudornatus*.

**Ulna.** Es de conformación más robusta que la de *N. pseudornatus* y *N. ornatus*. En la cara interna es destacable, por debajo de la cavidad sigmoidea, que la concavidad observada en las dos especies ensenadenses aquí resulta prácticamente inexistente, siendo una superficie mayormente plana.

**Radio.** Resulta muy semejante al de las restantes especies de *Neosclerocalyptus*. Sin embargo, la cresta y depresión de la cara interna observadas en *N. pseudornatus* y *N. ornatus*, no están presentes en *N. paskoensis*; por el contrario, toda esta superficie es casi totalmente plana.

**Escápula.** Es prácticamente idéntica al de *N. ornatus*, aunque proporcionalmente mayor. A nivel de la cara externa, es posible observar que la fosa supraespinosa está dividida en dos áreas algo deprimidas por una cresta que, dirigiéndose hacia la cavidad glenoide, se bifurca hasta finalizar en el borde de la mencionada cavidad.

**Metacarpo y dedos.** No se observaron diferencias significativas con aquellos de *N. ornatus*, a excepción del mayor tamaño general. Al igual que en este taxón, es posible

apreciar la existencia, en la cara ventral de las falanges, de numerosos huesos sesamoideos.

**Fémur.** Es un poco más robusto que el de *N. pseudornatus* y *N. ornatus*. En la cara anterior se observa que, al igual que en *N. ornatus*, la depresión triangular ubicada por debajo de la epífisis proximal, no es tan profunda como en *N. pseudornatus*. Por otro lado, el borde superior de la concavidad que separa el trocánter mayor de la cabeza femoral tiende a ser algo más recto que en *N. pseudornatus*, especialmente en su mitad externa. A nivel de la epífisis distal, el hueco supratroclear tiene un diámetro menor y es menos excavado que lo observado en *N. ornatus*. En la cara posterior, inmediatamente por debajo del trocánter mayor, no se observa la notable depresión romboidal existente en *N. pseudornatus* y *N. ornatus*; por el contrario, toda esta área es prácticamente lisa y plana. En esta misma cara, es posible apreciar que, a nivel de la epífisis distal, el espacio poplíteo es un poco menos profundo que en *N. pseudornatus*. Por último, como en *N. pseudornatus* y *N. ornatus*, del trocánter menor parte hacia abajo una cresta de superficie rugosa, la cual aparece algo más ensanchada que en las dos especies ensenadenses (**Cap. 9, Tabla 9**).

**Tibio-fíbula.** Es más grande que la de *N. pseudornatus* y *N. ornatus*. En la cara interna se observa que, a nivel de la mitad superior de la tibia, la depresión que en *N. pseudornatus* y *N. ornatus* es claramente visible, está en *N. paskoensis* bastante menos marcada y menos extendida hacia la epífisis proximal. A su vez, del lado interno, en la parte más superior en forma de cúpula, se aprecia una pequeña cresta paralela a la cresta mayor, que no ha sido observada en ninguna de las especies ensenadenses. En la cara posterior se advierte, inmediatamente por debajo de la cavidad glenoide correspondiente a la fíbula, la existencia de dos canales divididos por una cresta, en donde el interno es más ancho que el externo. Esto lo diferencia de *N. pseudornatus*, ya que aquí el canal externo resulta más desarrollado que el interno. En la epífisis distal, la carilla articular de la cavidad glenoidea interna está, en su mitad anterior, ligeramente menos expandida en sentido transversal que en *N. pseudornatus* (**Cap. 9, Tabla 10**).

**Escudete cefálico.** Casi no se observan diferencias de importancia en el contorno general respecto a *N. pseudornatus*, *N. ornatus* y *N. gouldi* (lám. 22, fig. B); sin embargo, sí existe cierto grado de variación en cuanto al grado de desarrollo y diferenciación que pueden alcanzar las figuritas periféricas y los forámenes en los distintos ejemplares estudiados. Así, en algunos de ellos, es posible observar que las figuritas periféricas están poco definidas al tiempo que los forámenes situados en cada una de las

intersecciones del surco que rodea la figura central con los que limitan las periféricas son claramente visibles. Por el contrario, en otros ejemplares, las figuritas periféricas están bien definidas (lám. 22, fig. B), especialmente en el sector centro-posterior del escudete, y los forámenes son muy pequeños; hacia adelante y los lados, las figuritas resultan menos definidas (**Cap. 9, Tabla 3**).

**Coraza dorsal.** Es similar a la de *N. pseudornatus* y *N. ornatus*, aunque con ciertas diferencias (láms. 18 y 22, fig. C). En las placas adyacentes a la escotadura caudal no se observa la proliferación de figuritas periféricas adicionales que se aprecia en algunos ejemplares de *E. proximus*, *N. pseudornatus* y *N. ornatus*. Sin embargo, en un ejemplar (**MBM-PV 112**) (lám. 22, fig. C), sí es posible apreciar (en las primeras dos o tres hileras) la existencia de algunas figuritas adicionales muy rudimentarias que no alcanzan el grado de desarrollo presente en las especies ensenadenses. Tampoco se observa el estrechamiento medio propio de *N. ornatus* (**Cap. 9, Tabla 5**).

**Tubo caudal.** Es prácticamente idéntico al de *N. pseudornatus* y *N. ornatus*, pero de mayor tamaño (lám. 18, figs. D y E). Al igual que en algunos ejemplares de estas dos especies, también es posible visualizar en ciertos casos, la existencia de una doble hilera de figuritas periféricas entre dos centrales contiguas (**Cap. 9, Tabla 5**).

**Anillos caudales.** Son muy similares a los de *N. ornatus*. Sin embargo, en algunos ejemplares (**LIL-PZ 4500**) (lám. 22, fig. D) es posible ver, especialmente en los dos anillos más próximos al tubo caudal, la existencia de una serie de placas muy rudimentarias, que no alcanzan a formar un anillo completo, y que se ubican por delante de la hilera de placas destinadas a articularse con el siguiente anillo. En cada una de estas pequeñas placas es sólo posible observar la figura central, en tanto que las periféricas son casi inexistentes.

Por otro lado, se observa que el grado de desarrollo de las figuritas periféricas que se encuentran a los lados de la figura central puede resultar muy variable, ya que en algunos ejemplares (**PZ-Ctes. 5879**) son casi inexistentes o bien muy rudimentarias y en otros (**LIL-PZ. 4500**) más visibles.

### **Distribución estratigráfica y geográfica**

Esta es una de las especies pleistocenas de Hoplophorini mejor caracterizadas, debido a la gran cantidad de hallazgos efectuados en distintos puntos de la Argentina, exclusivamente en sedimentos del Piso Lujanense *s.s.*

Dentro del ámbito de la provincia de Buenos Aires, existen tres registros

correspondientes a la localidad de Carhué (**MACN 18107**, **MMP 540-M** y **MMP 232-S**). El material proviene, de acuerdo a Galileo Scaglia (*in sched.*) al Lujanense. Tentativamente, estos sedimentos podrían corresponder a la Formación Aurora, reconocida formalmente por Fidalgo *et al.* (1975) y compuesta por arenas de origen eólico de antigüedad lujanense. En la localidad de San Pedro existe un registro (**MSP 33**), proveniente muy posiblemente de la Formación La Postrera (ver Nabel *et al.*, 1993). Otro registro (**MCNL 6.4**) de esta especie está representado por una coraza casi completa, también proveniente de la Formación La Postrera, en la localidad de Lobería. Cione y Tonni (1999) le asignan una antigüedad correspondiente al Piso Lujanense (0.13–0.008 Ma), ya que se encuentra enteramente ubicada dentro del Chron Brunhes (Zancheta *et al.*, 1995). La parte inferior de esta unidad ha sido correlacionada con la parte más superior del Miembro Guerrero de la Formación Luján (Tonni y Fidalgo, 1978); recientes dataciones han sugerido que ésta pudo haberse depositado entre *ca.* 21.000 y 10.000 años radiocarbono (Prado *et al.*, 2001; Tonni *et al.*, 2003). En este sentido, dataciones radiocarbónicas efectuados sobre restos de *Glossotherium (P.) myloides* han obtenido fechados de 10.710 ( $\pm 50$ ) para esta unidad geológica (Figini *et al.*, 1987). Desde una perspectiva sedimentológica, el Miembro Guerrero de la Formación Luján está compuesto esencialmente por sedimentos loésicos (Tonni y Fidalgo, 1978; Zanchetta, 1995), limo-arcillosos de coloración castaño-amarillentos a gris claro o blanquecino, frecuentemente sin signos de estratificación (Fidalgo *et al.*, 1973). En Centinela del Mar existen dos ejemplares (**MCNL 6.2** y **MCNL 6.3**), exhumado en sedimentos lujanenses (*in sched.*). En la localidad de Mar del Plata ha sido recientemente exhumada una coraza dorsal completa de sedimentos asignables al Pleistoceno más tardío (**MMP 4301**); también Lydekker (1894) figuró un cráneo completo de esta especie, atribuyéndolo erróneamente a *Neosclerocalyptus clarazianus*. Lamentablemente, el material se encuentra extraviado. El Pleistoceno más tardío se encuentra representado en la localidad de Mar del Plata por la Formación Lobería, originalmente descripta por J. L. Kraglievich (1952) y que aflora en los acantilados de Mar del Plata y Miramar (Zanchetta, 1995). Una serie de estudios paleomagnéticos llevan a ubicar esta unidad dentro del Chron Brunhes (Zanchetta, 1995); sería correlacionable con la Formación La Postrera.

En la provincia del Chaco es posible reconocer al menos tres registros (**Ctes-PZ 5878**, **Ctes-PZ 5879** y **Ctes-PZ 5877**) provenientes de la localidad de Avia Terai (Zurita, 2000, 2002) y exhumados de sedimentos loésicos (ver Iriondo, 1988). Un análisis

granulométrico mostró un sedimento portador de composición limo-arcilloso-arenoso con los siguientes porcentajes: limo (46, 15%); arcilla (35, 51%) y arena (18, 34%). Estos sedimentos se encuentran en el área de influencia del abanico fluvial del río Bermejo, y probablemente constituyan parte de lo que Iriondo (1980) nominó formalmente como Formación Urundel, depositada durante el Último Máximo Glacial, posiblemente entre los 36 y 8.5 ka (Iriondo, 1999b). Un estudio efectuado por Zurita *et al.* (2004a) indica que, hasta el momento, todo el conjunto paleofaunístico hallado en la provincia de Chaco es referible al Lujanense *s.l.* (Bonaerense-Lujanense), en tanto numerosos retos carecen de procedencia estratigráfica precisa.

Dentro de la provincia de Corrientes hay un registro procedente de la Formación Yupoí (**Ctes-PZ 1677**), compuesta fundamentalmente por areniscas pelíticas hasta pelitas arenosas, de coloración gris, verdoso, castaño claro o incluso rojizo, muchas veces sin estratificación visible (ver Herbst y Santa Cruz, 1999). La evidencia bioestratigráfica (Scillato-Yané *et al.*, 1998; Cione y Tonni, 1999) permite asignar dicha unidad formacional al Lujanense. En concordancia con esto, una serie de dataciones utilizando la técnica OSL (*Optically Stimulated Luminescence*) arrojaron edades entre los 50 ka y 35 ka (Tonni *et al.*, 2005).

En la localidad de Tañi Viejo, provincia de Tucumán, existen dos ejemplares (**LIL-PZ 4630** y **LIL-PZ 4500**) exhumados en sedimentos de origen eólico, provenientes de la Formación Tucumán (ver Bonaparte y Bobovnikov, 1974). Esteban *et al.* (1988) asignan una edad Ensenadense-Lujanense a dicha formación; sin embargo, Powell (1998) señala la presencia, en esta unidad, de los Glyptodontidae *Glyptodon reticulatus*, *Panochthus*, *cf. P. tuberculatus* y *Neothocoraphorus depressus*, que permiten acotar la antigüedad de estos sedimentos al Lujanense *s.l.* (0.5-0.008 Ma; ver Scillato-Yané *et al.*, 1995; Carlini y Scillato-Yané, 1999).

En la ciudad de Córdoba se presentan dos registros más (**MBM-PV 112** y **MBM-PV 113**), en sedimentos eólicos de antigüedad lujanense (ver Castellanos, 1944), posiblemente provenientes de lo que Santa Cruz (1972) nominó como Miembro Superior de la Formación Río Primero, de una potencia aproximada de 15 metros. La base de esta unidad fue datada por termoluminiscencia y arrojó un valor cercano a los  $40.830 \pm 3.200$  años (Sanabria *et al.*, 1996). De igual modo, Tauber y Di Ronco (2000) han hallado restos asignables al Glyptodontinae *Glyptodon reticulatus*, un taxón restringido al Lujanense (ver Carlini y Scillato-Yané, 1999). Otro ejemplar proviene de la localidad de Despeñaderos (**CORD-PZ 1734**), y tentativamente ha sido asignado como proveniente

de la Formación Río Primero (Tauber, A., com. pers.). En la localidad de San Francisco han sido encontrados recientemente dos ejemplares (**AGM 007** y **AGM 006**), uno de los cuales está representado por un cráneo en buen estado de preservación de un individuo juvenil. La fauna asociada a estos dos restos de Hoplophorinae Hoplophorini, particularmente el Equidae *Equus (Amerhippus) cf. E. (A.) neogeus*, permite inferir una antigüedad restringida al Lujanense *s.s.* para los sedimentos portadores (Zurita *et al.*, 2004b). Otro hallazgo ha sido efectuado en la localidad de Arroyito, en sedimentos loésicos asignables al Pleistoceno tardío (**MNH 04**) (ver Iriondo, 1999a). De modo tentativo, los mamíferos exhumados de la localidad de los alrededores de la localidad de San Francisco y Arroyito, Córdoba, podrían provenir de la Formación Tezanos Pinto, cuya sedimentación abarca entre 36.000 y 8.000 años AP (ver Kröhling, 1998; Kröhling y Orfeo, 2002). Sedimentológicamente, esta unidad está compuesta por loess, con un marcado predominio de la fracción limo (Kröhling y Orfeo, 2002). Por último, existe un registro proveniente del lujanense de la localidad de Río III (**MRFA 1009**) (ver Castellanos, 1944).

En la provincia de San Luis existen dos recientes registros, muy posiblemente asignables a esta especie. El primero de ellos se encuentra en el área ubicada entre las localidades de Merlo-Pasos Malos, y proviene de la Formación Uspara, que presenta un claro predominio de sedimentos loésicos; la presencia asociada del Equidae *Equus (Amerhippus) neogeus* permite acotar estos sedimentos al Lujanense *s.s.* (Chiesa *et al.*, 2000). El otro registro consiste en un ejemplar casi completo, dado a conocer por Chiesa *et al* (2005) y hallado en el paraje El Tala, y proviene de sedimentos del Pleistoceno más tardío, compuestos fundamentalmente por arenas finas y limos.

Por último, en Puerto San Martín, Santa Fe, provincia de Santa Fe, existe un registro más (**CC 901**), representado por un cráneo en mal estado de conservación, exhumado de sedimentos de antigüedad lujanense (*in sched.*). El Lujanense de la mayor parte del sector central y sur de la provincia de Santa Fe se encuentra representado por la Formación Tezanos Pinto, compuesta básicamente de limos eólicos (limo 71-81%; arcilla 13-29%; arena 1-6%) depositados en el Estadio Isotópico 2 (*ca.* 35.8-17.6 ka) (Iriondo, 1996, 1999b). Esta unidad presenta un espesor que puede variar entre los 2 a 4 metros (Iriondo, 1987). Alternativamente, este ejemplar de Hoplophorini podría provenir de la Formación Carcarañá, unidad que infrayace mediante una discordancia erosiva a la Formación Tezanos Pinto. Ella está conformada por arena muy fina a fina limosa o limo con arena muy fina, de coloración pardo rojizo en húmedo y naranja mate en seco



(Iriondo, 1996). Una datación efectuada por termolumisencia en el horizonte “Ck” de esta unidad arrojó un valor de  $52.310 \pm 1.200$  AP (Kröhling y Orfeo, 2002).

### **Contexto paleoambiental y paleoclimático**

Geográficamente, esta es la especie de Glyptodontidae Hoplophorini cuyos registros presentan mayor distribución latitudinal, ya que su límite más austral se encuentra en la localidad de Bahía Blanca, provincia de Buenos Aires ( $38^{\circ}44'S$ ) hasta la localidad de Avia Terai, provincia de Chaco ( $26^{\circ}41'S$ ). Longitudinalmente, se extiende desde el área Tañi Viejo, provincia de Tucumán ( $65^{\circ}16'O$ ), hasta la ciudad de Mar del Plata ( $57^{\circ}33'O$ ), provincia de Buenos Aires.

Desde una perspectiva climático-ambiental, el Lujanense (0.13-0.008 Ma) parece haber sido un período caracterizado por la predominancia de climas fríos y áridos y semiáridos (Tonni y Scillato-Yané, 1997; Iriondo y García, 1993; Clapperton, 1993; Zanchetta *et al.*, 1995; Deschamps y Tonni, 1992; Tonni *et al.*, 1999; Cione y Tonni, 2001; Prado *et al.*, 2001) con temperaturas medias más bajas que las actualmente registradas en la Región Pampeana (Prado *et al.*, 1987) y alternando con breves pulsos algo más húmedos y cálidos (Bonadonna, 1995). Este comportamiento climático-ambiental fluctuante pudo haber estado profundamente influido por la interacción entre el anticiclón del Atlántico sur y el del Pacífico sur (Iriondo y García, 1993).

En las condiciones interglaciales actuales, la parte austral de la subregión Guayano-Brasileña muestra importantes diferencias zoogeográficas que permiten distinguir dos dominios: el Subtropical al norte y el Pampásico al Sur (ver Cabrera y Willink, 1980). En los períodos glaciales, particularmente durante el Lujanense, las marcadas condiciones de aridez y frío estimularon el desarrollo de ambientes abiertos y homogéneos (Clapperton, 1993; Zurita *et al.*, 2004a), a excepción de la región mesopotámica, en donde se pudieron haber desarrollado climas más húmedos y cálidos (Carlini *et al.*, 2004).

En el Último Máximo Glacial (UMG; *ca.* 18 ka. A.P.) las temperaturas medias parecen haber sido de  $2^{\circ}C$  a  $6^{\circ}C$  más bajas que las imperantes en la actualidad (Tonni *et al.*, 1999), al tiempo que diversos autores han inferido, a base de la distribución de arenas y loess, que las condiciones imperantes actualmente en la Patagonia, podrían haberse extendido unos 750 km al noroeste de su límite actual (Iriondo y García, 1993). Esta hipótesis cuenta además con evidencia sedimentológica (ver Iriondo, 1994, 1999a), paleobotánica y palinológica (Quatrocchio *et al.*, 1988, 1994). A partir de esta situación,

Tonni *et al.* (1982:149) sugirió que "... gran parte del territorio patagónico estuvo habitado por megamamíferos de las mismas especies o muy cercanamente emparentadas a las que habitaron el área pampeana." En este sentido, durante el Pleistoceno más tardío (ca. 13-11 ka), la evidencia sugiere que un nuevo avance glacial bajo condiciones húmedas (ver McCulloch *et al.*, 2000) pudo haber generado en la Patagonia argentina un ambiente favorable para los megaherbívoros (e.g. *Milodontidae*, *Machrauqueniidae*) y sus predadores (e.g. *Tremarctidae*, *Machairodontinae*) (ver Tonni *et al.*, 2003; Tonni y Carlini, en prensa).

La evidencia sedimentológica y paleofaunística, indica que la Formación La Postrera, de donde proviene el registro más tardío de la especie, se depositó bajo un clima árido y frío, incluido dentro del UMG (Tonni *et al.*, 1999; Prado *et al.*, 2001). La fauna exhumada del Miembro Guerrero (ca. 21-10 ka.; Tonni *et al.*, 2003) de la Formación Luján (correlacionable a la Formación La Postera), indica el establecimiento de condiciones ambientales frías y áridas (e.g. *Lestodelphys halli*, *Lyncodon patagonicus*, *Dusicyon griseus*, *Microcavia australis*, etc.; Tonni y Fidalgo, 1978, Prado *et al.*, 1987; Tonni *et al.*, 1999, etc.). A esto se suma, en relación al Miembro la Chumbiada (sector inferior de la Formación Luján), un notable incremento en los grandes mamíferos pastadores (e.g. *Toxodontidae*; ver MacFadden y Shockey, 1997) en detrimento de los ramoneadores (e.g. *Cervidae*) y la presencia del Rheidae *Pterocnemia* (Tonni *et al.*, 1999), coincidente con un marcado deterioro ambiental, con temperaturas más bajas que las actuales, hacia la parte final del Pleistoceno tardío (Tonni y Fidalgo, 1978), probablemente inferiores, en promedio, a 10° C en invierno (Prado *et al.*, 1987).

En este marco climático-ambiental resulta significativo el desplazamiento registrado en *Lama (Vicugna) gracilis*, durante el Pleistoceno más tardío, de la región pampeana hacia el sur, debido probablemente al restablecimiento de condiciones más húmedas y cálidas hacia el final del último ciclo glacial (Menegaz *et al.*, 1989); esto es también congruente con la información obtenida a partir de la retracción al sur de ciertos Rheidae (e.g. *Pterocnemia pennata*) durante el Holoceno más temprano (Tambussi y Acosta Hospitaleche, 2002). En el mismo sentido, la retracción sufrida por el guanaco (*Lama (Glama) guanicoe*) durante el Holoceno, en el ámbito de la actual provincia de Buenos Aires, estaría relacionada con la aparición de fases climáticas más húmedas. Este taxón se encontraba durante el Pleistoceno tardío y Holoceno temprano (momentos de aridez y frío marcados) ampliamente distribuida por toda la provincia, especialmente en el área Interserrana y en la Pampa Ondulada (Tonni y Politis, 1980).

Otras evidencias (estudios paleobotánicos) muestran que la región Pampeana estuvo dominada, durante el Pleistoceno más tardío, por una estepa psammófila y arbustiva xérica, congruente con ambientes sub-húmedos/secos a semiáridos, mientras que hacia los 10-9.5 ka es posible apreciar el progresivo asentamiento de una estepa húmeda (Prieto, 1996, 1998).

Asimismo, estudios paleontológicos efectuados en el sudeste de la provincia de Buenos Aires (cueva Tixi), muestran, para el Pleistoceno más tardío, una fauna adaptada a ambientes áridos y fríos (e.g. presencia de *Lestodelphys halli*), en tanto que durante el Holoceno es posible visualizar un recambio faunístico orientado a taxones de requerimientos ecológicos más húmedos y cálidos, juntos con otros de estirpe andina o patagónica (Tonni *et al.*, 1992).

En este sentido, una serie de estudios efectuados en sedimentos holocenos del sudeste de la provincia de Buenos Aires, indican que durante el Holoceno temprano persisten aún taxones de estirpe patagónica y/o central (indicadores de ambientes áridos y fríos) (Tonni, 1985). En el sudoeste de la provincia de Buenos Aires, Pardiñas (2001) halló, en sedimentos del Holoceno temprano (8-9 ka), evidencia paleomastozoológica que apunta hacia la existencia de un clima más árido y frío que el actual (e.g. *Lestodelphis halli*, *Ctenomys*, *Microcavia australis*) .

Desde una perspectiva paleozoogeográfica, el territorio de la actual provincia de Buenos Aires actuó, durante el Pleistoceno más tardío y el Holoceno temprano, como una prolongación oriental y septentrional de los Dominios Patagónicos y Centrales (Fidalgo y Tonni, 1978). A consecuencia de esto, la composición faunística actual de esta área es reciente, y está constituida fundamentalmente por una mezcla de taxones subtropicales, subandinos o centrales y patagónicos (Ringuelet, 1961; Tonni *et al.*, 1999). Por lo menos para los taxones brasílicos, su ingreso a la región Pampeana parece corresponder a algún momento del Holoceno tardío (Fidalgo y Tonni, 1978; Tonni, 1985; Prado *et al.*, 1985; Deschamps y Tonni, 1992).

En el resto de la República Argentina, los estudios paleoclimático-ambientales no alcanzan el grado de desarrollo al que se ha llegado en la provincia de Buenos Aires. Así, en el ámbito de la región central de la Argentina (provincia de Córdoba), los estudios paleontológicos y paleoambientales realizados hasta el momento indican, para el Lujanense, una predominancia de climas secos y fríos alternados, probablemente, con breves períodos algo más húmedos (Carignano, 1996; Krohling e Iriondo, 1999; Iriondo, 1999a). Respaldando esta hipótesis, resulta significativo el hallazgo de restos fósiles

asignables a *Lama (Vicugna) aff. L. (V.) gracilis* (juntos con otros de *Doedicurus*, *Panochthus* y *Megatherium aff. M. americanum*) en el Pleistoceno más tardío (26.000 ± 500 años) del sector central de la provincia de Córdoba (Tauber, 1999), ya que se trata de un claro indicador de ambientes áridos y de pastizales (Menegaz *et al.*, 1989). Los sedimentos portadores pueden ser correlacionables con la Formación Tezanos Pinto, que fundamentalmente están compuestos por sedimentos eólicos limo-arcillo-arenosos depositados durante el Último Máximo Glacial, Estadio Isotópico 2 (Iriondo, 1996). Este lapso estuvo caracterizado básicamente por el avance de los glaciares en los Andes y la prolongación de la sedimentación loésica unos 700 km al norte, bajo un clima más frío y árido (Iriondo, 1999a).

El análisis sedimentológico de la Formación Mina Clavero (Pleistoceno medio-Pleistoceno tardío) indican que una marcada disminución del CO<sub>3</sub> Ca y la variación en las condiciones oxidantes, podrían relacionarse, en principio, con un cambio climático progresivo de semiárido a templado húmedo. Además, también es observable una alternancia de ciclos fluviales con periodos de sedimentación loésica, que se vuelven dominantes hacia el techo de la unidad, indicando periodos de aridez más marcados (Sagayo, 1975). En este sentido, diversos autores (e.g. Tauber, 1999; Goya y Tauber, 2001; Goya *et al.*, 2003; Tauber y Di Ronco, 2003; Cruz y Bargo, 2003) han reportado dentro del ámbito de la provincia de Córdoba otras asociaciones de mamíferos de antigüedad Lujanense, algunas con dataciones absolutas (e.g. *Lama (Vicugna) aff. L. (V.) gracilis*; 26.000 años AP; *Glyptodon reticulatus*; 40.830 años AP (ver Tauber, 1997; Tauber y Di Ronco, 2000). El conjunto de taxones indica el predominio de ambientes áridos o semiáridos (e.g. *Ctenomys*, *Lagostomus*, *Lama (Vicugna) aff. L. (V.) gracilis*; ver Redford y Eisenberg, 1992; Tonni *et al.*, 1999; Tauber, 1999; Menegaz, 2000) con pastizales o vegetación de estepa. Como se había mencionado, este escenario es congruente con la hipótesis propuesta por Iriondo y García (1993), que sostiene una prolongación (unos 750 km al noreste), durante el Pleistoceno más tardío, de las condiciones climático-ambientales presentes en la actualidad en la Patagonia de Argentina.

En San Luis, análisis paleoambientales efectuados en el área central de la provincia sobre sedimentos asignables al Pleistoceno más tardío (*ca.* 20-11.6 ka; González, 1990) indican el predominio de un clima árido o semiárido y frío (Tognelli *et al.*, 1998). En este sentido, Chiesa *et al.* (2005), han dado a conocer un registro asignable a *Neosclerocalyptus*, exhumado en la localidad de El Tala y proveniente de limos y

arenas muy finas, de origen claramente eólico. Aunque en material no pudo ser estudiado con mucho detalle porque se encuentra en proceso de preparación, resulta altamente probable que se trate de un ejemplar correspondiente a *Neosclerocalyptus paskoensis*, dado que este es el único Hoplophorini representado en el Lujanense de Argentina

Una serie de estudios paleontológicos efectuados en el Lujanense *s.l.* (Bonaerense+Lujanense) del Centro-Norte de la Argentina (provincias de Santa Fe, Chaco y Formosa; ver Tonni y Scillato Yané, 1997; Zurita *et al.*, 2001, 2002; Zurita, 2002; Zurita *et al.*, 2004 a y b; Carlini *et al.*, 2004), Paraguay (Hoffstetter, 1978; Carlini y Tonni, 2000) y el sector sur de Bolivia (Hoffstetter, 1968), muestran una notable similitud paleofaunística (y seguramente paleoambiental) con la región pampeana, pues se registran básicamente elementos pampeano-patagónicos. Esto concuerda con la hipótesis que sostiene que desde el sur y hacia el centro-norte, la megafauna se asocia mayormente a condiciones áridas y semiáridas y frías (Tonni y Scillato-Yané, 1997). Evidencia de tipo sedimentológico apoya esta última hipótesis (ver Iriondo, 1988).

Para la provincia de Tucumán los sedimentos de edad Lujanense mejor conocidos están representados básicamente por dos unidades: la Formación Tafí del Valle y la Formación Tucumán (ver Sagayo *et al.*, 1998; Collantes *et al.*, 1993). Estos sedimentos están constituidos, al igual que en la región Pampeana, por un complejo de loess intercalados con paleosuelos (Sagayo *et al.*, 1998) que además, tienen la misma composición mineralógica (Collantes *et al.*, 1993). En este sentido, la evidencia tafonómica indica que la depositación del loess fue sumamente rápida, alcanzando valores de hasta un metro cada diez años (Sagayo *et al.*, 1998). La fauna exhumada de estas unidades del Pleistoceno Superior muestra una alta similitud taxonómica con aquella de la región Pampeana (ver, entre otros, Bonaparte y Bobovnikov, 1974; Esteban *et al.*, 1988; Powell, 1998), aunque la gran mayoría de los estudios están restringidos a “megafauna”.

Un conjunto de roedores exhumados de la Formación Tafí del Valle (*ca.* 27-18 ka), indica la presencia de un ambiente ecotonal que incluyó pastizales altamente abrasivos de altura (e.g. *Tafimys powelli*, *Calomys* y *Reithrodon*), climas más áridos fríos que los actuales (e.g. *Reithrodon auritus* y *Neotomys ebrosius*) y elementos herbáceos de Puna, conjuntamente con posibles pequeñas formaciones boscosas (e.g. *Oxymycterus paramensis*) (Ortiz y Pardiñas, 2001). En suma, toda la evidencia disponible, esto es, sedimentológica, tafonómica y paleontológica, indica la existencia, durante el Pleistoceno tardío de esta provincia, de procesos climático-ambientales coincidentes con los

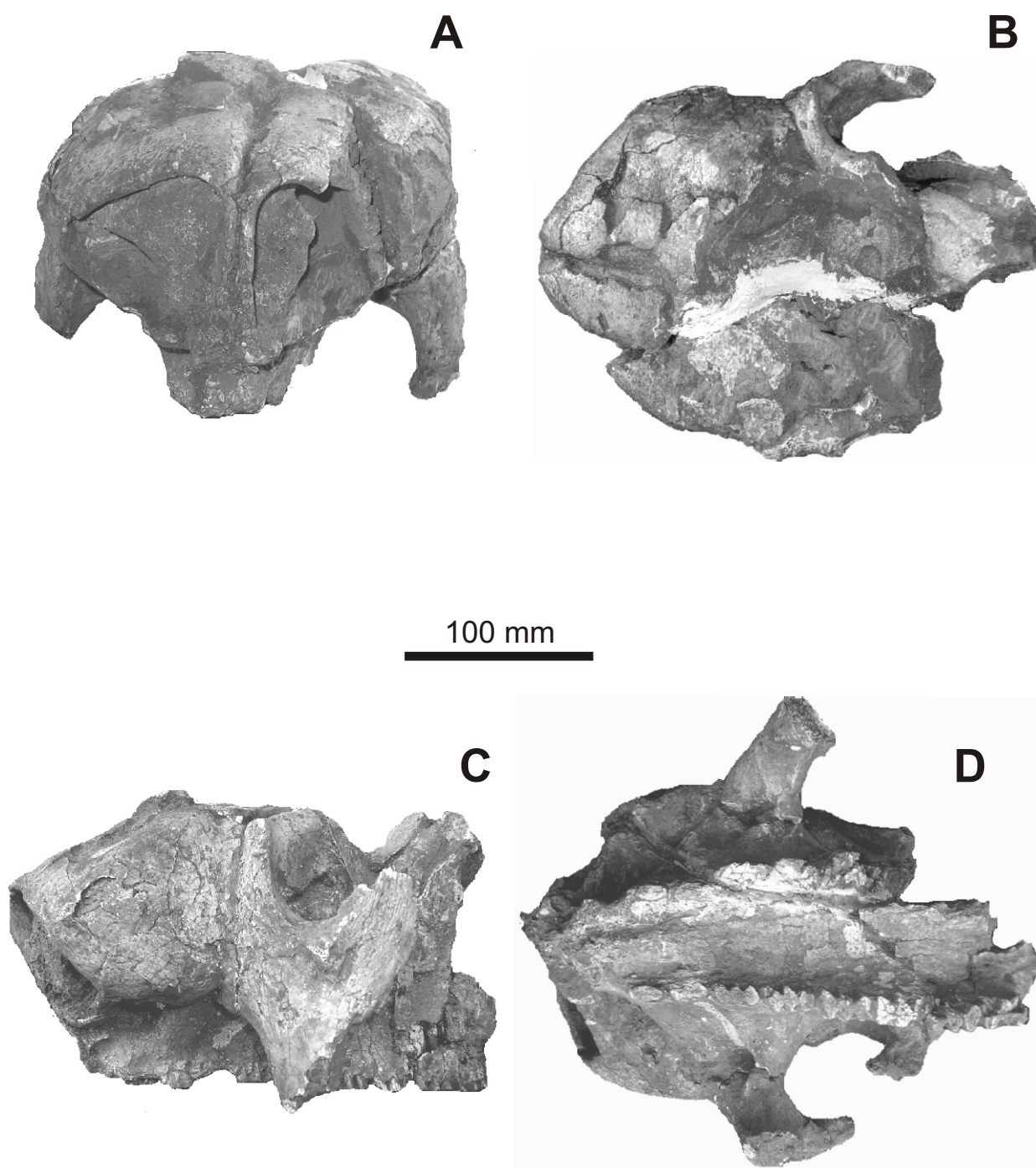
desarrollados en la región Pampeana. Esto implica el predominio de ambientes abiertos con climas áridos o semiáridos y fríos alternando, tal vez, con cortos períodos más húmedos.

El estudio de los coprolitos dejados por Megatheriidae (*Megatherium* sp.) en ambientes de altura de la Puna argentina (Catamarca) indican la presencia en ese momento ( $13.350 \pm 300$  AP y  $12.510 \pm 240$  AP) de un ambiente abierto, constituido por arbustos leñosos y pastizales (Powell *et al.*, 2003).

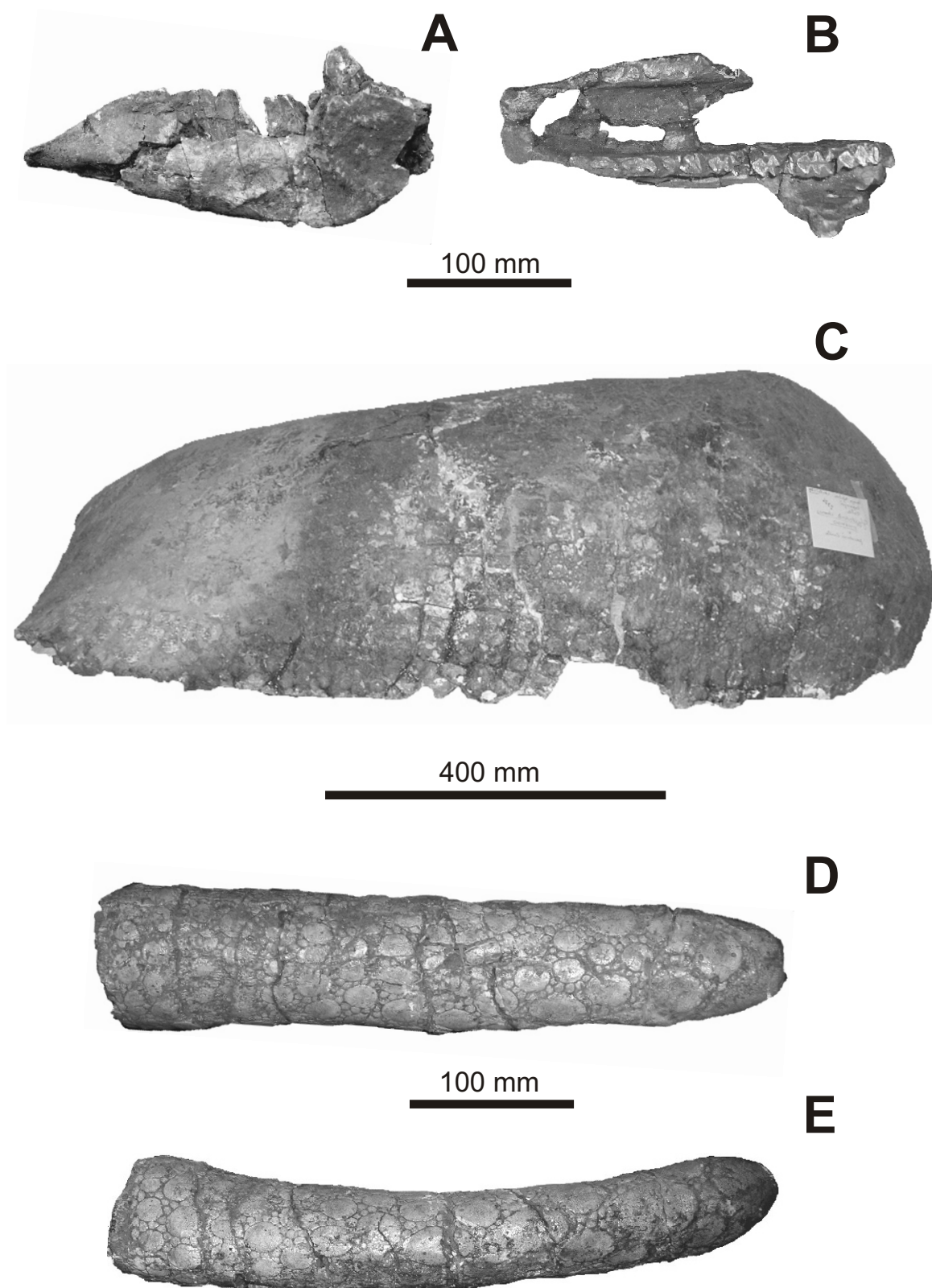
La notable escasez de registros de Glyptodontidae Hoplophorini en el Pleistoceno de la Mesopotamia argentina, el sector occidental del Uruguay y el sur de Brasil ha sido ya reportada por diversos autores (Kraglievich, 1932; Noriega *et al.*, 2004; Zurita *et al.*, 2005), y se encuadra dentro de un ámbito paleozoogeográfico particular, y diferente a aquel inferido para la región Chaco-Pampeana. Esta hipótesis se ve apoyada tanto por evidencia paleofaunística (ver, entre otros, Oliveira, 1996; Tonni, 1992; Ubilla, 1985, 1996; Ubilla y Perea, 1999; Gasparini y Zurita, 2005) como sedimentológica (Iriondo y García, 1993), al tiempo que difiere notablemente de la supuesta uniformidad faunística y climática propuesta por Bombin (1976).

La escasa presencia de *Neosclerocalyptus* en la Mesopotamia argentina (Arroyo Toropí, Bella Vista, provincia de Corrientes), es coherente con la hipótesis de la presencia de un ámbito paleozoogeográfico particular, caracterizado fundamentalmente por: **a)** la simpatría de taxones de estirpe brasílica (*Pteronura* sp., *Holmesina paulacoutoi*, *Tapirus* sp.) junto con otros de procedencia pampeana (Scillato-Yané *et al.*, 1998, 2002); **b)** diferencias de tamaño en *Lama* y *Lestodon*, debido probablemente a fenómenos de insularidad (Noriega *et al.*, 2004); **c)** la existencia de taxones endémicos, particularmente entre los Xenarthra Tardigrada (Scillato-Yané *et al.* 1998; Carlini *et al.*, 2005); **d)** la probable persistencia de taxones que son típicamente ensenadenses y bonaerenses en la región Pampeana (e.g. *Theriodictis*, *Scelidodon*, *Antifer*) (Alvarez, 1974; Alcaraz y Zurita, 2004). Estas diferencias paleoambientales también han sido comprobadas por otras evidencias, especialmente sedimentológicas (Iriondo y García, 1993).

Estas peculiaridades biogeográficas concuerdan con la hipótesis postulada por Oliveira (1996) y Cartelle y Lessa (1988) en tanto es posible observar que desde el Sur y hacia el Centro-Norte de América del Sur, la megafauna se asocia a condiciones climático-ambientales mayormente frías y áridas, pero que a partir de los 22° S y en dirección este, ella se corresponde con ambientes más cálidos y húmedos.

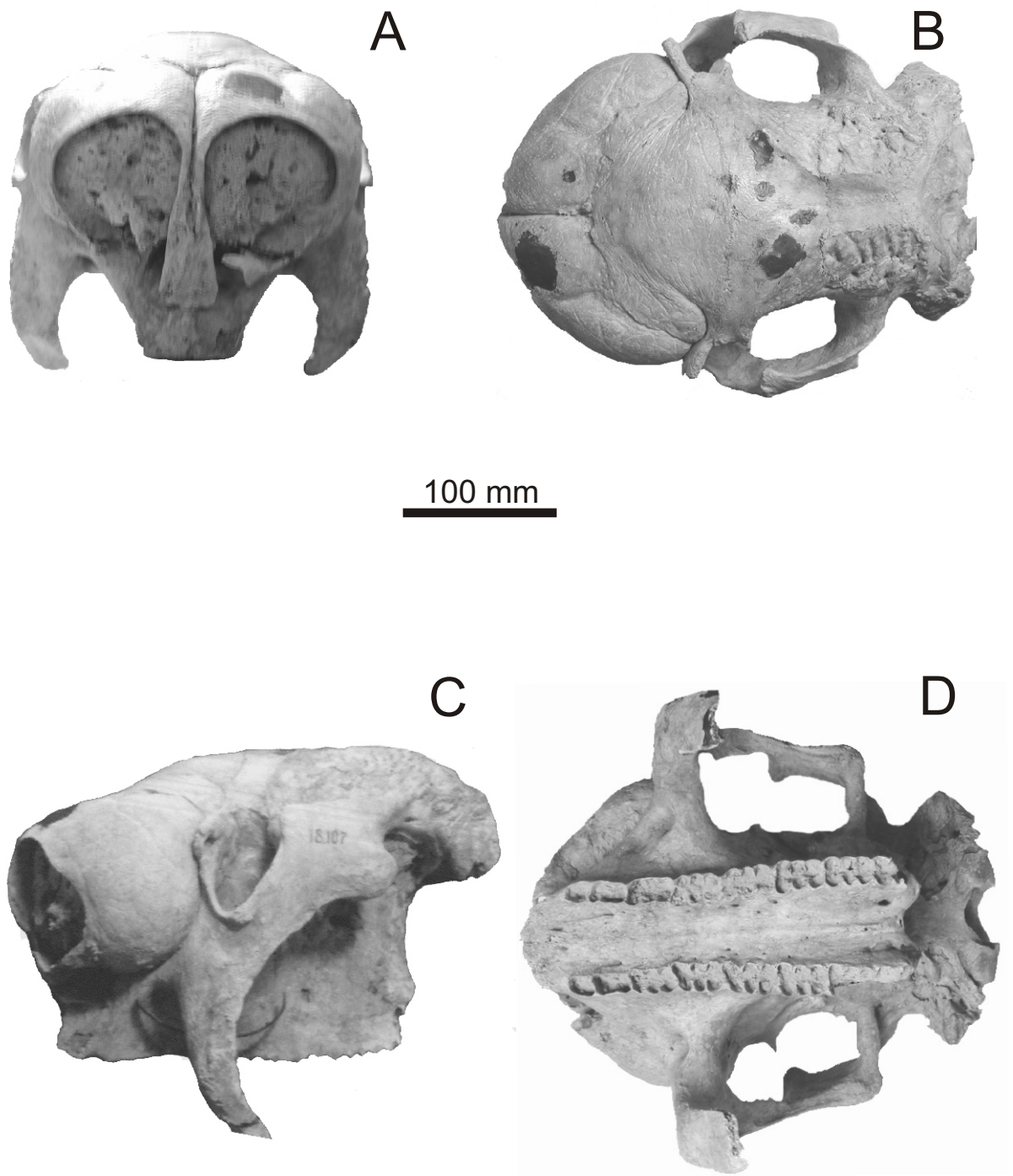


**Lámina 17.** *Neosclerocalyptus paskoensis* (holotipo; PZ-Ctes 5879). **Fig. A**, cráneo en vista anterior; **Fig. B**, en vista dorsal; **Fig. C**, en vista lateral izquierda; **Fig. D**, en vista ventral.

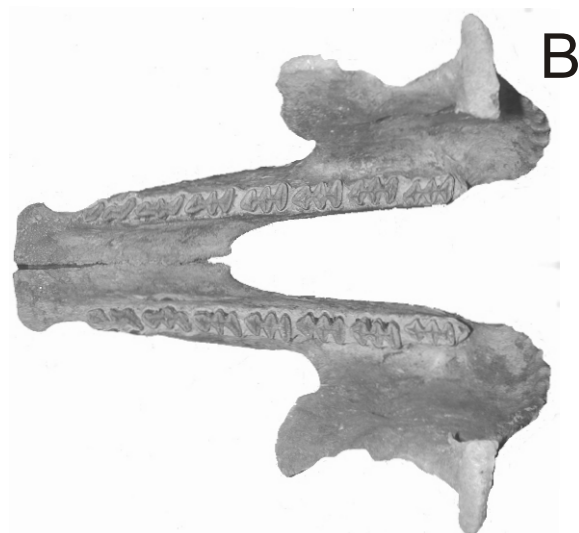


**Lámina 18.** *Neosclerocalyptus paskoensis* (holotipo; PZ-Ctes 5879). **Fig. A**, mandíbula en vista lateral izquierda; **Fig. B**, en vista oclusal; **Fig. C**, coraza dorsal en vista lateral izquierda; **Fig. D**, tubo caudal en vista dorsal; **Fig. E**, en vista lateral izquierda.





**Lámina 19.** *Neosclerocalyptus paskoensis* (MACN 18107). **Fig. A**, cráneo en vista anterior; **Fig. B**, en vista dorsal; **Fig. C**, en vista lateral izquierda; **Fig. D**, en vista ventral.



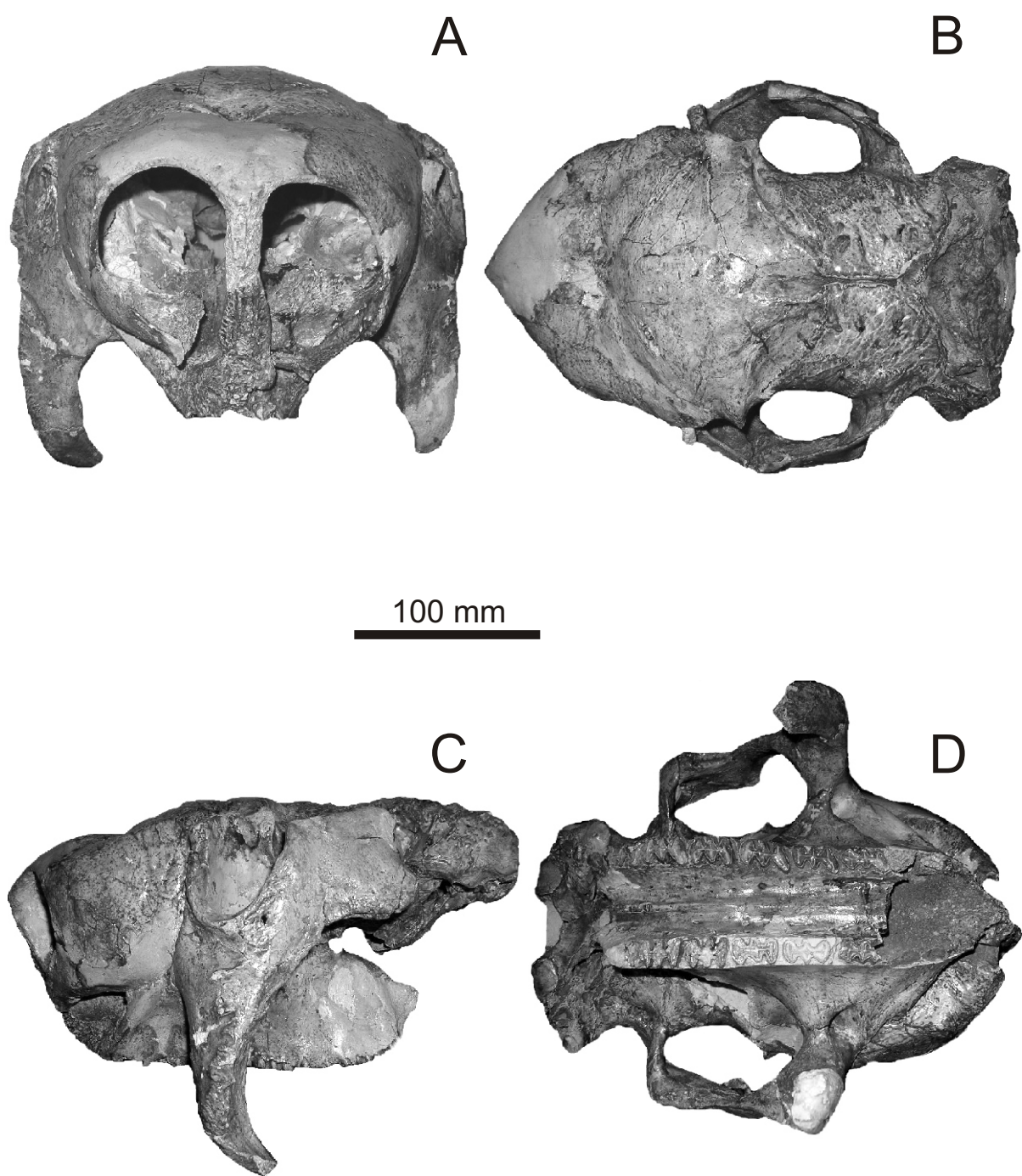
100 mm



100 mm

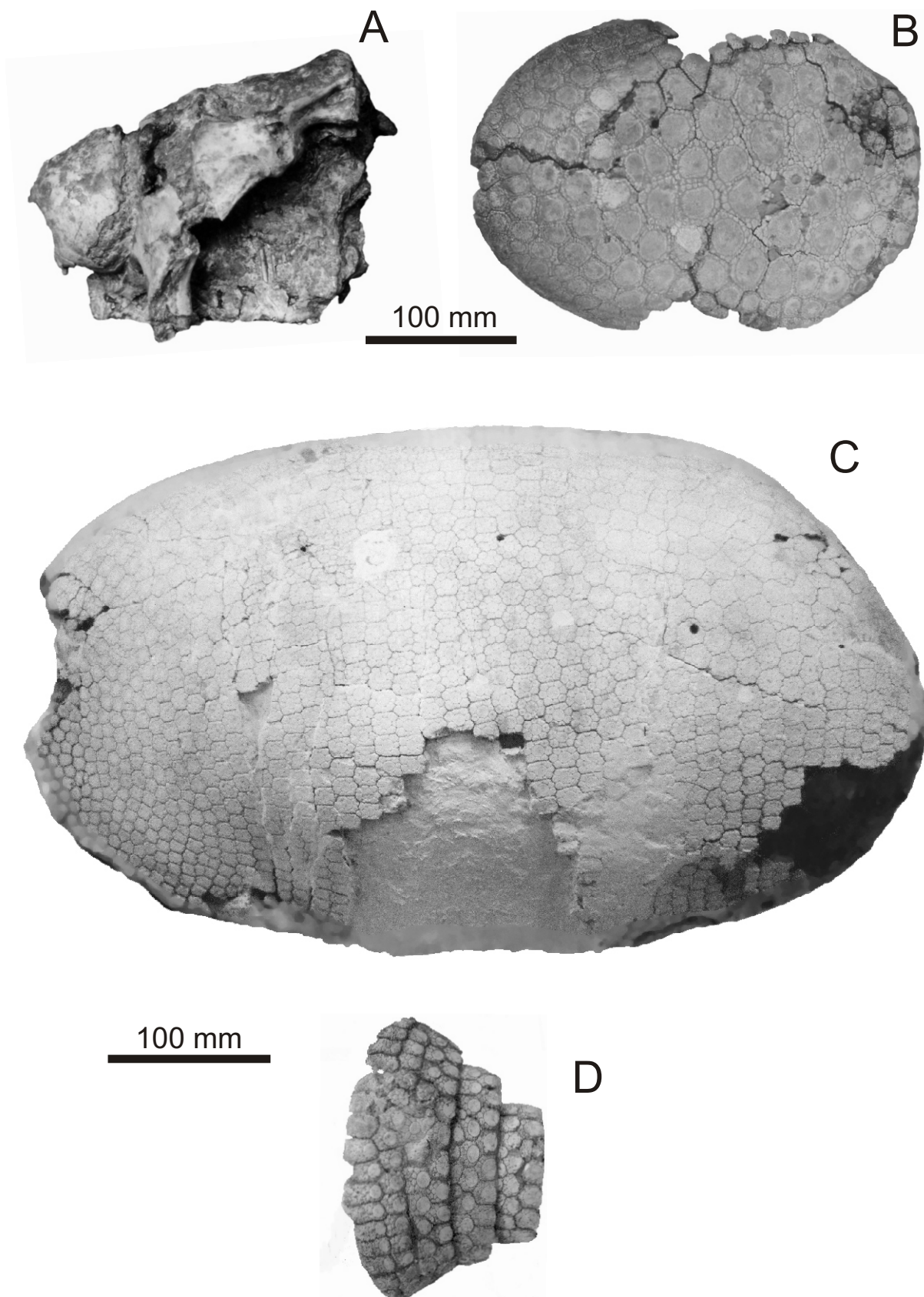


**Lámina 20.** *Neosclerocalyptus paskoensis* (MACN 18107). **Fig. A**, mandíbula en vista lateral izquierda; **Fig. B**, en vista oclusal; **Fig. C**, húmero derecho en vista anterior; **Fig. D**, fémur derecho en vista anterior



**Lámina 21.** *Neosclerocalyptus paskoensis* (MRFA 1009). **Fig. A**, cráneo en vista anterior; **Fig. B**, en vista dorsal; **Fig. C**, en vista lateral izquierda; **Fig. D**, en vista ventral.





**Lámina 22.** *Neosclerocalyptus paskoensis*. **Fig. A**, cráneo de un individuo juvenil en vista lateral izquierda (**AGM 006**); **Fig. B**, escudete cefálico en vista dorsal (**AGM 002**); **Fig. C**, coraza dorsal en vista lateral izquierda (**MBM-PV 112**); **Fig. D**, anillos caudales en vista dorsal (**LIL-PZ 4500**).

### 3.2.8. Género *Hoplophorus*, Lund 1839

*Sclerocalyptus* Ameghino, 1891

#### Láminas 23 y 24

**Especie tipo.** *Hoplophorus euphractus* Lund, 1839

**Distribución cronológica y geográfica.** Pleistoceno de la región de Lagoa Santa, Estado de Minas Gerais, Brasil. Pleistoceno de Tarija, Bolivia. Paula Couto (1983) y Renzi (2000) mencionan de modo tentativo la presencia del género en el sector occidental de Amazonia, en la región de los ríos Ucayali y Juruá, Brasil (Cuadro 2 y Mapa 5).

**Diagnosis.** Hoplophorini de mayor tamaño que *Neosclerocalyptus*. Cráneo más alargado y estrecho que el de *Neosclerocalyptus*, de perfil dorsal muy convexo, con la región parieto-occipital notablemente inclinada hacia abajo. Estrechamiento postorbitario muy acentuado. Senos fronto-nasales neumatizados, aunque no como en *Neosclerocalyptus*, de morfología similar a los de *Panochthus tuberculatus*, pero sin la inclinación observada en éste. Coraza dorsal más globosa que la de *Neosclerocalyptus*, de contorno parecido a la de *Panochthus*. Tubo caudal con dos grandes cicatrices análogas a las de *Panochthus* ubicadas en la mitad posterior. Húmero y fémur similares a los de *Neosclerocalyptus*, pero más gráciles.

### 3.2.8. *Hoplophorus euphractus* Lund, 1839

#### Láminas 23 y 24

**Holotipo.** ZMK (extraviado), fragmento lateral de coraza dorsal.

**Localidad tipo.** Lagoa Santa, Estado de Minas Gerais, Brasil.

**Material referido.** El material figurado por Lund (1839) y Winge (1915; láms. 17-19); MCBMG 05/05, 05/40; 05/11, 05/02; 05/01, 05/09, 05/26, 05/38, 05/08, 05/31, 05/03, fragmentos de placas de la coraza dorsal; MCBMG 001, 002, vértebras caudales parcialmente completas. UFMG 1235, cráneo, coraza dorsal, esqueleto apendicular, numerosos fragmentos de anillos caudales y tubo caudal.

**Diagnosis.** Cráneo de perfil convexo, más alargado y estrecho que el de *Neosclerocalyptus*, con la región naso-frontal y parieto-occipital inclinadas hacia abajo, más aún que en *N. paskoensis*. Región comprendida por la cresta sagital y la parte más

posterior de los frontales con un evidente estrechamiento. Nasales de aspecto similar a los de *Plohophorus*, pero mucho más neumatizados y expandidos lateralmente, y sin la hendidura naso-frontal observada en *Neosclerocalyptus*. Aberturas nasales de contorno triangular, similares a las de *Glyptodon* y separadas por un *septum* menos desarrollado que en *N. gouldi* y *N. paskoensis*. Occipital bajo, de perfil superior más recto que en *Neosclerocalyptus* y *Eosclerocalyptus*, con los cóndilos orientados más ventralmente. Foramen *magnum* de contorno subelíptico, como en *Eosclerocalyptus proximus*, *N. pseudornatus* y *N. ornatus*. Coraza de contorno superior similar a la de *Panochthus*, muy convexa. Placas de la región caudal de la coraza con cada figura central rodeada por una doble hilera de periféricas. Tubo caudal de aspecto cilíndrico en su mitad proximal y aumentando su diámetro transversal en sentido distal; dos grandes figuras elípticas acuminadas laterales ubicadas en su mitad posterior, mostrando cierta analogía con *Panochthus* y *Neuryurus*; por delante, existen tres figuras laterales más que disminuyen de tamaño en sentido proximal, muy similares a las de *Neosclerocalyptus*. Húmero similar al de *Neosclerocalyptus*, pero algo más grácil y elongado, con el borde posterior de la “V” deltoidea no tan desarrollado y el foramen entepicondileano de ubicación más distal, muy próxima a la tróclea humeral, como en *Propalaeohoplophorus*.

**Distribución cronológica y geográfica.** Pleistoceno tardío de la región de Lagoa Santa, Estado de Minas Gerais, Brasil. Takai *et al.* (1982) mencionan la presencia de esta especie en Tarija en el marco de un listado faunístico, pero sin dar mayores precisiones al respecto (Cuadro 2 y Mapa 5).

**Aspectos históricos y taxonómicos.** Esta especie fue reconocida por Lund (1839b) a partir de una serie de fragmentos de una coraza dorsal provenientes de la localidad de Lagoa Santa, Estado de Minas Gerais, Brasil. Años después, el mismo Lund (1844) reconoció, sobre la base de parte del holotipo de *H. euphractus*, la especie *H. meyeri* (Hoffstetter, 1964), pero sin dar descripción alguna (Mones, 1986a), al tiempo que comenzó a referir material a *H. euphractus* que en realidad correspondía al género *Glyptodon* (Ameghino, 1889; Hoffstetter, 1964). Por este motivo, muchos autores sostuvieron la sinonimia de *Hoplophorus* con *Glyptodon*. Fue recién Winge (1915) el primero en separar aquellos materiales que realmente correspondían a *H. euphractus* (= *H. meyeri*) de los que pertenecían a *Glyptodon*. Por otro lado, y como se ha explicado en el **Capítulo 3.1 (“Aspectos nomenclaturales”)**, los géneros *Hoplophorus* y *Neosclerocalyptus* (citado como *Sclerocalyptus*) han sido durante mucho tiempo considerados como sinónimos; sin embargo, el hallazgo de un ejemplar en buen estado de

preservación, proveniente del Pleistoceno tardío de “Lapa do Borges”, Minas Gerais, Brasil, ha demostrado claramente que son dos géneros completamente distintos (Paula Couto, 1947, 1957) y que la especie *H. euphractus* es válida.

### Descripción anatómica

**Cráneo.** Es más largo y estrecho que el de *Neosclerocalyptus*, especialmente a nivel del estrechamiento postorbitario (lám. 23, fig. A) (**Cap. 9, Tabla 1**). Los arcos cigomáticos no están preservados (sólo se conserva parte del proceso cigomático del escamoso del lado izquierdo). En norma lateral (lám. 23, fig. B), presenta un perfil dorsal convexo, con la regiones fronto-nasal y parieto-occipital dirigidas hacia abajo, esta última de modo mucho más marcado que *N. gouldi* y *N. paskoensis*. El occipital tiene un desarrollo dorso-ventral muy escaso, menor al observado en *Neosclerocalyptus* y *Eosclerocalyptus*. El área comprendida entre las crestas nuchales y las apófisis postorbitarias presentan un marcado estrechamiento. Los senos fronto-nasales están neumatizados, pero mucho menos que en *Neosclerocalyptus*, y presentan una morfología externa parecida a los de *Panochthus tuberculatus*, pero no se encuentran tan dirigidos hacia abajo. En norma dorsal se observa la existencia de una corta cresta sagital que recorre los parietales y que a nivel del comienzo de la porción escamosa del arco cigomático se bifurca hasta ponerse en contacto con la raíz de la apófisis postorbitaria del frontal (lám. 23, fig. A). Toda el área comprendida por los parietales se encuentra claramente deprimida al tiempo que es posible observar numerosos forámenes vasculares. Por delante de las órbitas, los frontales y nasales presentan una clara neumatización (pero mucho menos que en *Neosclerocalyptus*), y poseen un gran desarrollo transversal, especialmente por delante del tubérculo lacrimal. Toda esta área tiene una superficie dorsal lisa, con una pequeña concavidad en su parte más anterior, y está inclinada hacia abajo, aunque de un modo mucho menos marcado que en *Panochthus* (lám. 23, figs. A y B). En vista frontal, se observa que las aberturas nasales son triangulares, muy similares a las de *Plohophorus* y *Glyptodon*, con un *septum* bien desarrollado. En vista posterior, el occipital es bajo y alargado en sentido transversal. El borde superior del supraoccipital es recto, a diferencia del de *Neosclerocalyptus* que es convexo, mientras que los procesos supra y paraoccipitales no son tan robustos como en *Neosclerocalyptus*. Los cóndilos occipitales y el foramen *magnum*, de contorno subcircular, tienen una orientación más ventral. En vista ventral (lám. 23, fig. C), se observa que el basioccipital se encuentra más desarrollado que en *Neosclerocalyptus*, seguido en desarrollo por el basiesfenoides. Las

cavidades glenoideas para los cóndilos mandibulares son muy poco profundas, en tanto que el paladar y todos los molariformes no se han conservado. Según Winge (1915), los forámenes infraorbitarios son de contorno elíptico, como en *Neosclerocalyptus* y *Propalaeohoplophorus*.

**Molariformes.** Todos los molariformes conservados son superiores y probablemente correspondan a la serie M4-M8 derecha. En líneas generales, no presentan diferencias significativas con aquellos de *Neosclerocalyptus*. Sin embargo, en el material craneal figurado por Winge (1915; lám. 17) se han conservado los alvéolos de la serie izquierda, desde el M1 hasta el M7. El M1 y M2 parecen ser simples, en tanto que los restantes (M3-M7) son claramente trilobulados y no muestran diferencias significativas con aquéllos de *Neosclerocalyptus*, a excepción de que en *H. euphractus* los molariformes sucesivos parecen estar más próximos entre sí.

**Húmero.** Es muy similar al de *Neosclerocalyptus*, pero un poco más alargado y menos robusto, con su mitad distal ligeramente dirigida hacia dentro (lám. 24, fig. A). En la cara anterior se observa que la epífisis proximal posee una cabeza articular amplia, más extendida anteroposterior que transversalmente, al igual que en *Propalaeohoplophorus*; esto lo diferencia de *Neosclerocalyptus*, en donde la relación observada es inversa. El canal bicipital es un poco más ancho y menos profundo que el de *Neosclerocalyptus*. La “V” deltoidea está muy desarrollada, aunque no tanto como *Neosclerocalyptus*, y el borde postero-externo no se encuentra tan expandido; no obstante, sigue manteniendo la típica forma convexa observada en *Neosclerocalyptus*, y a diferencia de *Panochthus* (en donde la “V” deltoidea conforma un área subtriangular). Por debajo, la diáfisis adquiere una sección subtriangular más marcada que en *Neosclerocalyptus*. El foramen entepicondiliano tiene una morfología similar al de *Neosclerocalyptus*, aunque se encuentra orientado más verticalmente y ubicado más distalmente, muy próximo a la tróclea humeral, como en *Propalaeohoplophorus* (lám. 24, fig. A). En la epífisis distal, se observa que el canal de la tróclea humeral no está tan acentuado como en *Neosclerocalyptus*, mientras que el entepicóndilo no es tan saliente hacia fuera ni presenta las numerosas rugosidades óseas observadas en este último género. En la cara posterior se observa que el cuello anatómico está mejor diferenciado que en *Neosclerocalyptus*, mientras que el borde postero-externo de la “V” deltoidea no llega a ponerse en contacto con la cabeza humeral, a diferencia de *Neosclerocalyptus*. A su vez, en el tercio superior de esta cara aparece una cresta de 68 mm de largo y que se extiende distalmente. En la epífisis distal, la cavidad olecraniana es de contorno similar a la de *N.*



*pseudornatus* y *N. ornatus*, esto es, subelíptica con su eje mayor orientado en sentido transverso; igualmente, parece estar menos excavada que en *Neosclerocalyptus* (**Cap. 9, Tabla 6**).

**Escápula.** Es de morfología general similar al de *Neosclerocalyptus* y *Panochthus*. En la cara externa se aprecia que la espina de la escápula está un poco más desarrollada que en *Neosclerocalyptus*, volviéndose progresivamente más alta en sentido proximal. El acromion es más corto que el de *Neosclerocalyptus*, está muy desarrollado y presenta cierto parecido al de *Glyptodon*. Es de contorno claramente triangular, con la cara externa convexa y su extremo antero-inferior inclinado hacia abajo. La fosa supraespinosa es, como en *Neosclerocalyptus*, más pequeña que la subespinosa y de superficie algo deprimida. La apófisis coracoides es más evidente que en *Neosclerocalyptus*, corta y estrecha, con forma de gancho e inclinada hacia abajo. A su vez, la fosa subespinosa tiene también una superficie deprimida, y presenta cerca del borde inferior dos pequeñas crestas paralelas entre sí y al borde inferior. La cavidad glenoide es, como en *Neosclerocalyptus*, alargada en sentido anteroposterior, de contorno subrectangular con su máximo diámetro transversal en su mitad posterior. La cara interna es de morfología similar a la de *Neosclerocalyptus*, en donde se aprecian cuatro crestas (no tan evidentes como en *Neosclerocalyptus*) que delimitan tres áreas cóncavas con ciertas rugosidades.

**Coraza dorsal.** Se conserva aproximadamente el 60% de la coraza, faltando la región cefálica. Presenta un contorno superior similar a la de *Panochthus* y es de perfil claramente convexo. A nivel de la región dorsal, las placas, pentagonales o hexagonales, presentan una figura central circular o subcircular rodeada por una hilera de periféricas propias de cada placa, en número de 9-11. Hacia los márgenes, las placas no muestran diferencias significativas con aquellas de *Neosclerocalyptus* y, al igual que en éste, se ubican en hileras transversales. Aquéllas que bordean la escotadura caudal tienen una morfología muy similar a la de *Neosclerocalyptus* y *Eosclerocalyptus*. Así, cada una presenta una figura central subcircular de gran tamaño y ligeramente convexa, con su eje mayor orientado en sentido transversal; hacia el borde posterior no existen figuritas periféricas, en tanto que las laterales suelen estar poco desarrolladas. En el borde proximal existe una hilera bien desarrollada de figuritas, en número de 9-11. Hacia adelante, se observa la existencia de una hilera adicional de figuritas, de modo que entre dos figuras centrales es posible observar tres hileras de periféricas, pero sólo a nivel de los bordes distal y proximal, tal como se observa en *N. ornatus* y *N. pseudornatus*; sin embargo, una diferencia importante es que en *H. euphractus*, las placas no se ubican en

hileras transversales, sino que parecen tener una disposición desordenada, adquiriendo cierta similitud con *Plohophorus figuratus*.

**Anillos caudales.** Cada anillo caudal está formado por tres o cuatro hileras transversales de placas de superficie expuesta rugosa y disminuyen progresivamente de diámetro hacia la parte distal de la cola. La hilera más distal presenta una morfología muy similar a la de *Neosclerocalyptus*. Por delante siguen dos hileras de placas romboidales, cada una con una figura central subcircular o subelíptica en sentido transversal, rodeadas por una hilera de periféricas algo rudimentarias. Los surcos que rodean la figura central y limitan las periféricas entre sí están bien marcados y son anchos, con forámenes bien desarrollados. La hilera más proximal está compuesta por placas pentagonales, cuyo borde distal se adelgaza en forma de tecla para articularse con las placas del anillo siguiente; en algunas placas es posible observar una figura central muy poco definida y una total ausencia de periféricas. Esta zona articular tiene, al igual que en *Neosclerocalyptus* y *Eosclerocalyptus*, numerosos forámenes de gran tamaño.

**Tubo caudal.** Presenta un aspecto general similar al de *Neosclerocalyptus*, con su extremo distal ligeramente inclinado hacia arriba. Mientras su mitad proximal es de contorno cilíndrico, existe un evidente aumento del diámetro transversal en sentido distal (**Cap. 9, Tabla 5**). A nivel dorsal, se observa que las placas presentan una figura central circular o subcircular rodeada de una hilera de periféricas en número de 10-12, como en *Neosclerocalyptus* (lám. 24, fig. C). Estas figuras centrales no presentan un orden aparente en la mitad distal, pero en la mitad proximal forman hileras transversales. En el extremo distal existen cuatro grandes figuras circulares (dos anteriores y dos posteriores), separadas entre sí por figuritas muy poco desarrolladas. La cara ventral presenta, desde el extremo proximal, una serie de grandes figuras ovaladas o elípticas en sentido longitudinal rodeadas por una hilera de periféricas compartidas en número de 12-14, en tanto que los últimos 120 mm parecen estar erosionados, tal como se advierte en algunos ejemplares de *Neosclerocalyptus*. Lateralmente (lám. 24, fig. D), existen dos grandes estructuras acuminadas a nivel de la mitad distal del tubo, seguramente cubiertas en vida por una fuerte espina córnea, mostrando cierta analogía con aquellas de *Panochthus* y *Neuryurus*, y separadas entre sí por una hilera de figuras centrales rodeadas de una hilera de periféricas. Cada una de estas estructuras acuminadas presenta una superficie periférica anular algo deprimida y en el centro se encuentra una elevación cónica con su eje mayor orientado en sentido longitudinal (lám. 24, fig. D). Por delante de estas dos

grandes estructuras, existe una serie de figuras (cuatro del lado izquierdo y cuatro del derecho) de disposición y morfología muy similar a las observadas en *Neosclerocalyptus*.

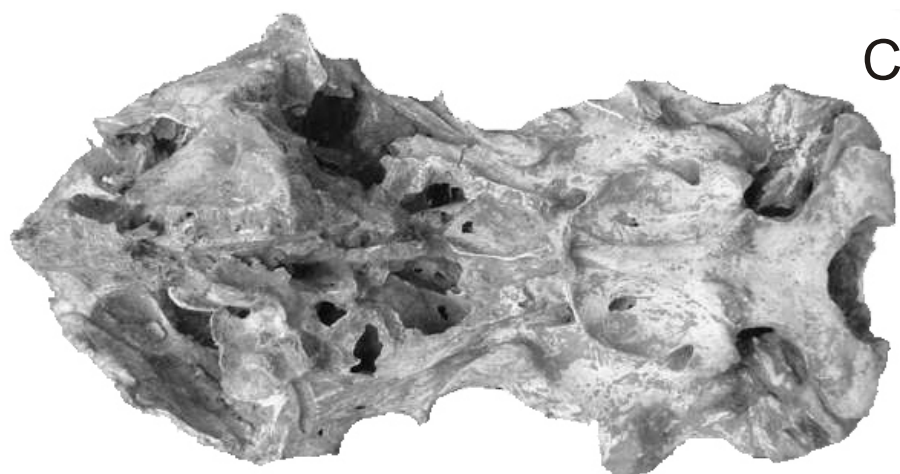
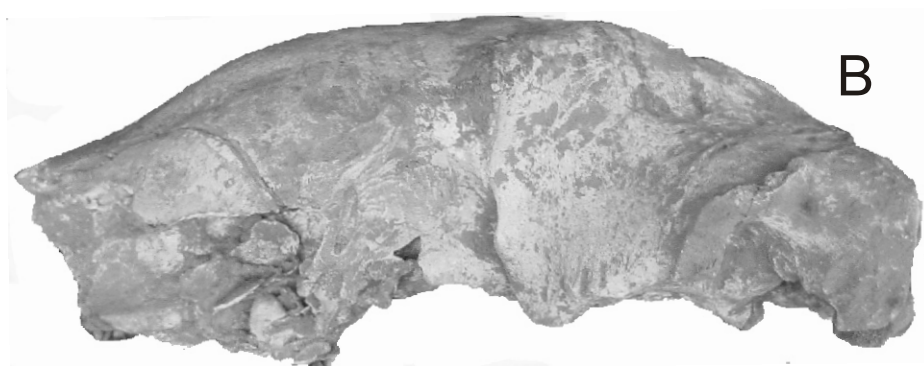
### Contexto paleoclimático y paleoambiental

Los resultados obtenidos por los estudios de los efectos de las fluctuaciones climático-ambientales del Pleistoceno sobre la flora y fauna de la Amazonia persisten aún con dudas y sin un acuerdo generalizado (Bush *et al.*, 1990; Ranzi, 2000), aunque los primeros aportes datan de más de un siglo (Wallace, 1878). Las reconstrucciones paleoambientales efectuadas por Clapperton (1993) durante el Último Máximo Glacial sugieren una drástica reducción de la floresta amazónica. Fuera de la cuenca amazónica los registros polínicos muestran, para el centro y sudoeste de Brasil, un claro predominio de climas áridos y fríos, hacia la parte más tardía del Pleistoceno y comienzos del Holoceno (*ca.* 10-7 ka) (Bush *et al.*, 1990).

Los estudios palinológicos efectuados en el sur de Brasil (Estado de Río Grande do Sul) indican, durante la parte más tardía del Pleistoceno, la existencia, bajo un clima semiárido, de ambientes abiertos y forestados por *Araucaria* sp. (Roth y Lorscheitter, 1993; Cione *et al.*, 2003). Esto se ve apoyado por los estudios paleomastozoológicos efectuados por Oliveira (1992), quien observó un relativo predominio de herbívoros pastadores adaptados a ambientes abiertos de estepas y sabanas (e.g. *Toxodon*, *Equus*, *Lama*, *Stegomastodon*), en coexistencia con otros de hábitos folívoros o semiacuáticos (*Eremotherium*, *Tapirus*, *Myocastor*, *Hydrochoerus*) asociados a bosques en galerías. En este contexto, la evidencia palinológica muestra que probablemente durante los períodos glaciales, estos ambientes forestados hayan sido reemplazados por amplios pastizales, que se habrían extendido en dirección Sur- Sudeste, desde los 27°-28° S hasta los 20° S, con temperaturas entre 5 a 7° C más bajas que en la actualidad (Behling, 2001), particularmente entre los 33-30 ka (Bush *et al.*, 1990). La notable mezcla de taxones de origen intertropical (e.g. *Eremotherium*, *Trigodonops*) con otros típicamente “australes” puede ser resultado de procesos migratorios de estos taxones hacia regiones más septentrionales (Cartelle y De Iuliis, 1995; Alberdi *et al.*, 2003). La presencia del Equidae *Equus* (*A.*) *neogeus* en el Pleistoceno más tardío del área de Minas Gerais (Brasil) resulta totalmente congruente con la existencia en ese momento de ambientes de pastizales xerófitos y suelos más compactados (Alberdi *et al.*, 2003). La mayor parte de la megafauna hallada en el Pleistoceno superior del sector occidental de la Amazonia está compuesta por elementos adaptados a ambientes abiertos de sabanas (e.g.

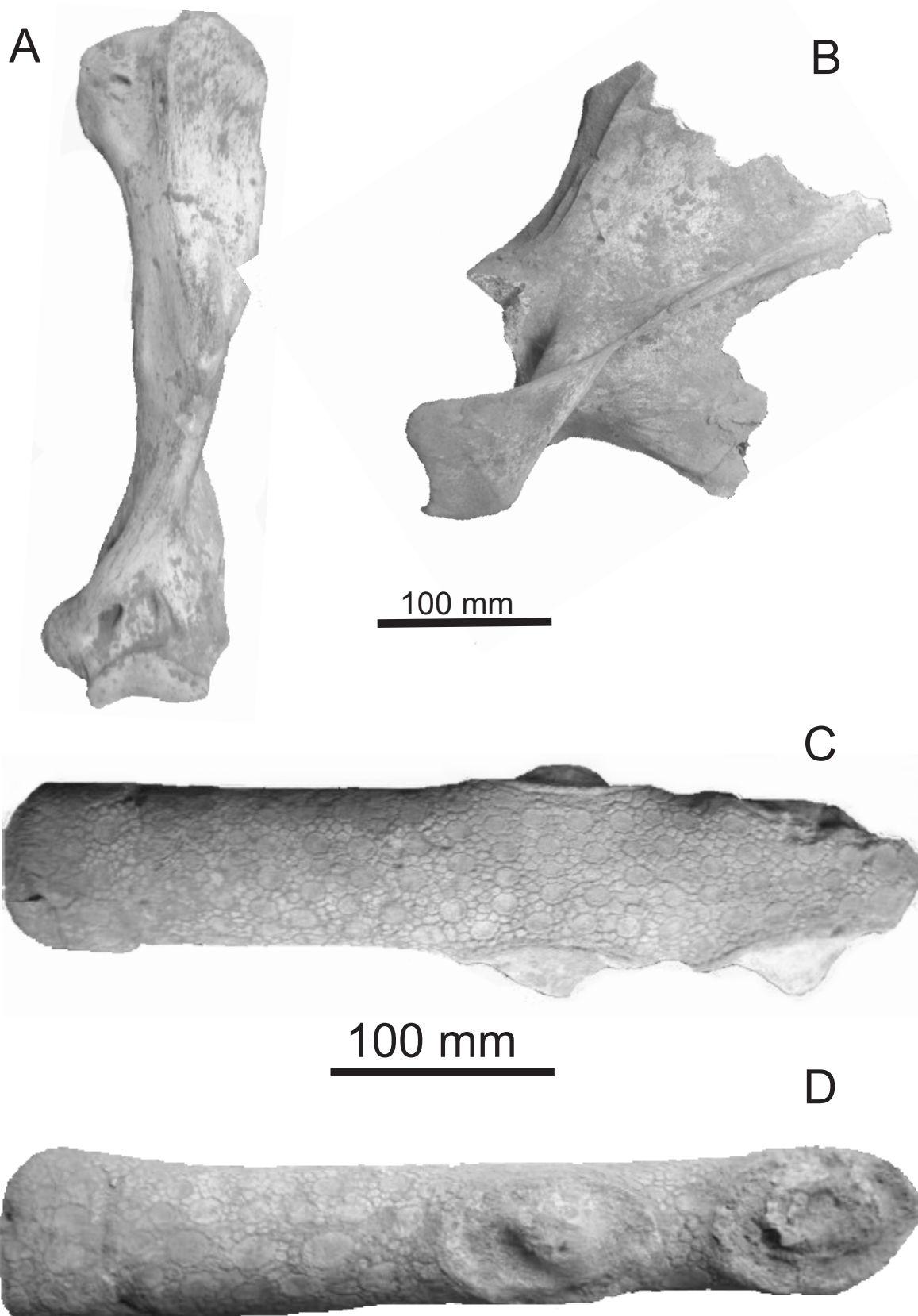
*Toxodon*, *Machrauchenia*, *Glyptodon*, *Hoplophorus*, *Scelidotherium*, Camelidae) que resulta congruente con una marcada retracción de las áreas forestadas durante los tiempos glaciales (Liu y Colinvaux, 1985; Clapperton, 1993; Ranzi, 2000). La actual distribución en ambientes abiertos de ciertos taxones (e.g. *Didelphis albiventris*, *Eupractus sexcinctus*) al norte y sur de la actual Amazonia apoya la hipótesis de probables conexiones entre las áreas abiertas durante, por los menos, los períodos glaciales del Pleistoceno tardío (Redford y Wetzel, 1985).

Por otro lado, la megafauna hallada en el Pleistoceno de Tarija es congruente con ambientes abiertos, y los Glyptodontidae (*Glyptodon*, *Neothocoraphorus* y *Panochthus*) resultan muy comunes. Otros taxones (Marshall *et al.*, 1984), son también coincidentes con un medio abierto de pastizales (e.g. *Equus*, *Palaeolama*, *Hemiauchenia*) y con un clima semiárido y, probablemente, algunas formaciones boscosas (MacFadden y Shockey, 1997), dado que estos autores han propuesto que algunos “megamamíferos” (e.g. *Toxodon platensis*, *Macrauchenia patachonica*, *Cuvieronius*) tradicionalmente considerados pastadores, podrían haber actuado alternativamente como ramoneadores.



100 mm

**Lámina 23.** *Hoplophorus euphractus* (UFMG 1235). **Fig A**, cráneo en vista dorsal; **Fig. B**, en vista lateral izquierda; **Fig. C**, en vista ventral



**Lámina 24.** *Hoplophorus euphractus* (UFMG 1235). **Fig A**, húmero izquierdo en vista anterior; **Fig. B**, escápula derecha en vista lateral; **Fig. C**, tubo caudal en vista dorsal; **Fig. D**, en vista lateral izquierda.

*“Understanding in science is only possible when dealing with unambiguous definitions. Stability in nomenclature also depends in part on unambiguous definitions and their appropriate use.”*

Mones, A. 1986. *“Nomen dubium vs. nomen vanum”*

### 3.3. OTROS HOPLOPHORINI

La ciencia implica objetividad, a la que sólo es posible acceder cuando se trabaja con conceptos libres de ambigüedad en la medida de lo posible (Mones, 1986b). De este modo, este capítulo tiene por objetivo fundamentar adecuadamente la aplicación de los términos *nomen dubium* (pl. *nomina dubia*) y *nomen vanum* (pl. *nomina vana*) a ciertos taxones de Glyptodontidae Hoplophorini reconocidos a base de materiales muy fragmentarios y de dudosa procedencia geográfica y/o estratigráfica, enmarcados dentro de un contexto taxonómico puramente tipológico/morfológico (ver Giraudo, 1997; Hevia y Romero, 1999).

En términos históricos, Richter (1943) fue el primer autor en aplicar el término *nomen dubium* para aquellos casos en los que la descripción dada por el autor resultaba incuestionablemente insuficiente. Dos años después, Simpson (1945: 27) definió la expresión *nomen vanum* para aquellos nombres taxonómicos que, pese a estar legalmente propuestos, no podían ser definidos ni a base de la diagnosis (o descripción) original ni del material disponible. Desde entonces, ambos vocablos (*nomen dubium* y *nomen vanum*) han sido corrientemente mal utilizados por numerosos autores, ya sea como sinónimos o con otras connotaciones (ver, entre otros, Smith, 1970; Chorn y Whetstone, 1978). Así, *nomen vanum* (que no está reconocido por el ICZN, 1999, 4° ed.) ha sido utilizado con dos significados completamente distintos: a) Moore (1955) aplicó este concepto como sinónimo de una enmienda injustificada, mientras que para b) Simpson (1945) este término debía ser utilizado con nombres taxonómicos inaplicables.

Por otro lado, el ICZN (1999; 4° ed.) define *nomen dubium* como *“A descriptive term meaning name of a unknown or doubtful application”*.

En síntesis, y siguiendo lo propuesto oportunamente por Mones (1986b: 233), *nomen dubium* será utilizado para aquellos taxones nominales que, de acuerdo a la evidencia disponible hasta el momento, son de dudosa aplicación, pero cuya situación podría ser dilucidada por eventuales hallazgos futuros (e.g. taxones reconocidos a partir de materiales tipo escasos y sin buenos caracteres diagnósticos, pero con procedencia estratigráfica y geográfica precisa). Por su lado, *nomen vanum* (un término **mucho más restrictivo**) será aplicado a aquellos taxones cuyos materiales tipo y la diagnosis original resultan, luego de una rigurosa revisión del grupo en cuestión, inadecuados para su definitiva validación zoológica (Mones, 1986b: 233); o, en palabras de Simpson (1948: 31): “*Such names not known to be valid, and they cannot be applied to any specimens other than the type or syntypes*” (e.g. taxones reconocidos a partir de materiales escasos o muy fragmentarios, sin caracteres diagnósticos y sin procedencia geográfica y estratigráfica).

De igual modo, aquí también se incluyen aquellas especies que nunca fueron descriptas formalmente; por consiguiente deben ser consideradas *nomen nudum* (pl. *nomina nuda*) y por lo tanto quedan como no disponibles momentáneamente.

En este contexto, se procede a enumerar cronológicamente los taxones de Hoplophorinae Hoplophorini que están bajo esta problemática, al tiempo que se argumenta adecuadamente su situación.

**Familia** Glyptodontidae Gray, 1869

**Subfamilia** Hoplophorinae Huxley, 1864

**Tribu** Hoplophorini Huxley, 1864

***Eonaucum colloncurenum*** Scillato-Yané y Carlini, 1998a

**Holotipo.** MLP 90-XII-17-15, numerosas placas correspondientes a la coraza dorsal y dos fragmentos craneales de la región alveolar de los maxilares.

**Localidad tipo.** ECC-012, Estancia Collón Curá, Ruta Provincial n° 40, sobre el río Collón Curá, 1.5 km al N del cruce con la ruta a Sañicó, provincia de Neuquén (40°03'S y 70°05'O).

**Edad.** Colloncurensis (Mioceno medio)

**Status.** Glyptodontidae *incertae sedis*.



**Comentarios.** Hasta 1998, los Hoplophorini más antiguos reconocibles a nivel específico provenían del “Araucanense” (Mioceno tardío-Plioceno temprano) del NO y del Huayqueriense (Mioceno tardío) de la Argentina (Cabrera, 1939, 1944). Una serie de viajes de campaña realizados en forma conjunta por la Universidad de La Plata y la Duke University (Estados Unidos), posibilitó la recolección de numerosos materiales, que fueron interpretados por Scillato-Yané y Carlini (1998a) como pertenecientes al Hoplophorinae Hoplophorini más primitivo conocido hasta ese momento, proveniente de sedimentos asignables al Colloncurensis (Fm. Collón Curá; ver Roth, 1899; 1920, 1925; C. Ameghino, 1906) de la Patagonia argentina (provincias de Neuquén y Río Negro), datados en alrededor de 15.6 a 15.8 Ma. (ver Rabassa, 1975; Marshall *et al.*, 1977; Mazzoni, 1993). En la actualidad, las contribuciones de Vucetich *et al.* (1993) y Scillato-Yané y Carlini (1998a) sugieren que, en las provincias de Neuquén y Río Negro, la Formación Collón Curá, muestra una fauna claramente transicional entre la Friasense *s.s.* y aquélla de antigüedad Mayoense.

La asignación de los materiales a la tribu estuvo basada particularmente en la morfología de las placas de la coraza dorsal, consistente en una figura central rodeada por una hilera de 7 a 10 figuritas periféricas. A partir de esta evidencia, Scillato-Yané y Carlini (1998a) propusieron un probable origen patagónico para los Hoplophorinae Hoplophorini.

Un nuevo examen del material tipo y del hipodigma (**MLP 90-II-20-18, 90-II-20-27, 90-II-20-36, 90-II-17-11a, 90-XII-24-13, 90-XII-25-3, 90-XII-28-15, 90-XII-28-22, 91-IV-1-113, 91-IV-1-120, 91-V-1-135, 91-IX-1-79, 91-IX-1-82, 91-IX-1-85, 91-IX-1-86, 91-IX-2-111, 91-IX-2-113, 91-IX-2-114, 91-IX-2-119, 91-IX-2-120, 91-IX-2-127, 91-IX-2-128, 91-IX-2-131, 91-IX-2-161, 91-XI-3-23, 91-IX-18-10, 91-XI-18-13**), demuestra que si bien se trata de una especie válida, su inclusión en la tribu Hoplophorini no está, hasta el momento, sustentada por la evidencia morfológica. Los caracteres diagnósticos dados por Scillato-Yané y Carlini (1998a) resultan también comunes a los Glyptodontidae Propalaeohoplophorinae. Alternativamente, este taxón podría corresponder a un avanzado Glyptodontidae Propalaeohoplophorinae. En síntesis, hasta el momento la evidencia empírica resulta demasiado pobre y ambigua como para aseverar y/o refutar su inclusión dentro de los Hoplophorini. En consecuencia esta especie es clasificada como un Glyptodontidae *incertae sedis*.

***Hoplophorus pumilio*** (Burmeister, 1864)

*Glyptodon pumilio* Burmeister, 1864

**Holotipo.** MACN 1365, fragmento de hemimandíbula izquierda que conserva los alvéolos de los últimos seis molariformes.

**Localidad tipo.** Provincia de Buenos Aires, Argentina.

**Edad.** Pleistoceno?

**Status.** *Nomen vanum*

**Comentarios.** En la descripción original, Burmeister (1864) incluyó esta especie en el género *Glyptodon*, aunque luego el mismo autor la transfirió al género *Hoplophorus* sin dar mayores argumentos (Burmeister, 1871: 222). Los rasgos diagnósticos provistos en su momento por Burmeister (1864) y posteriormente por Ameghino (1889: 268), particularmente el pequeño tamaño y la morfología de los molariformes, resultan totalmente insuficientes e irrelevantes, y no implican ningún carácter realmente diagnóstico. Incluso, el mismo Burmeister (1871: 223) reconocía la dudosa validez de este taxón, cuando afirmaba que: “*Es posible que el H. pumilio se refiere al H. minor de Lund, pero como su autor no dice nada más de esta especie, sino ser de tamaño menor, no es posible clasificarla con una u otra especie acá determinada.*”

En este sentido, el material también carece de buena procedencia geográfica y estratigráfica, ya que Ameghino (1889) y Mones (1986a) lo asignan con muchas dudas al Pleistoceno. El análisis efectuado indica que ciertos rasgos, entre ellos la finalización de la sutura sinfisiaria a nivel del m3, la escasa altura de la rama horizontal y su marcado grosor sugieren que muy probablemente tampoco podría ser asignable al género *Neoscleocalyptus*.

***Hoplophorus perfectus*** Gervais y Ameghino, 1880

*Sclerocalyptus perfectus* (Gervais y Ameghino, 1880)

**Holotipo.** MACN 1232, fragmento de coraza dorsal compuesto por tres placas asociadas.

**Localidad tipo.** “Toscas del Río de La Plata”, Ciudad de Buenos Aires, Argentina.

**Edad.** Plioceno tardío-Pleistoceno medio (Ensenadense).

**Status.** *Nomen dubium*

**Comentarios.** Esta especie fue reconocida por Gervais y Ameghino (1880) usando como tipo un pequeño fragmento de coraza dorsal exhumado en las “toscas del río de La Plata”, Ciudad de Buenos Aires. Posteriormente, Ameghino figuró el material tipo (1889, lám. LXIV, fig. 1) al tiempo que asoció, de modo totalmente injustificado, nuevos materiales, particularmente un tubo caudal (**MACN 7079**) proveniente posiblemente del Bonaerense o inclusive del Lujanense del río Luján, a la altura de Colonia Salazar (*in sched.*) (Ameghino, 1889, lám. XC, figs. 1, 2 y 3). Los caracteres utilizados por Gervais y Ameghino (1880) en la identificación original de esta especie resultan insuficientes por cuanto sólo mencionan como rasgos diagnósticos el mayor tamaño de las placas y de las figuras centrales, y el aumento en el número de figuritas periféricas (11-13). En este sentido, cabe mencionar que el tamaño y el número de figuritas periféricas se encuentra dentro de los rangos de variación reconocidos para los Hoplophorini. Sin embargo, los restos correspondientes al lectotipo (tres placas de la coraza dorsal; **MACN 1232**) no muestran caracteres diagnósticos claros que puedan vincularlo con el género pleistoceno *Neosclerocalyptus* (Zurita *et al.*, 2005). Un análisis detallado de estas placas indica que su morfología no se corresponde con la variabilidad existente en la coraza dorsal de un Glyptodontidae Hoplophorini. Probablemente correspondan a la tribu Panochthini, dada la relación de tamaño existente entre las figuras centrales y las figuritas periféricas (ver Lydekker, 1894).

***Hoplophorus cordubensis*** Ameghino, 1888

*Sclerocalyptus matthewi* Castellanos, 1925

*Paraglyptodon cordubensis* (Ameghino, 1888)

*Isolinia cordubensis?* (Ameghino, 1888)

*Isolinia reartensis* Castellanos, 1951

**Sintipos.** **MACN 1210 y1215**, dos fragmentos de los márgenes de una coraza.

**Localidad tipo.** Cura Brochero, Córdoba, Argentina.

**Edad.** Pleistoceno?

**Status.** *Nomen dubium*

**Comentarios.** Esta especie fue inicialmente reconocida por Ameghino (1888) sobre la base de una serie de fragmentos laterales de una coraza dorsal recolectados originalmente por Francisco P. Moreno en cercanías de la localidad de Cura Brochero, provincia de Córdoba. En esa contribución (Ameghino, 1888) resaltó como principal

rasgo diagnóstico el notable grosor de las placas, así como su superficie dorsal de aspecto rugoso, algo similar a las de *Glyptodon* Owen. Un año después, Ameghino (1889; lám. LVIII, figs. 8 y 9) ilustró estos materiales, y constituyen los sintipos de este taxón. Estos materiales fueron hallados en las colecciones paleontológicas del Museo Argentino de Ciencias Naturales (**MACN 1210-1215**).

Años después, Castellanos (1925) estableció, a partir de un tubo caudal (parcialmente restaurado) recolectado en sedimentos “loésicos” de la margen izquierda del río Los Reartes, 300 metros aguas arriba de su confluencia con el río Los Espinillos, Valle de los Reartes, Córdoba, una nueva especie: *Sclerocalyptus matthewi* (**CC 32**). La antigüedad inferida por este autor para los sedimentos portadores de estos restos fue Ensenadense a base de la fauna asociada (Castellanos, 1925, 1942, 1944).

En una contribución limitada a una revisión bibliográfica del material tipo de *H. cordubensis*, Castellanos (1941) transfirió esta especie al género *Paraglyptodon* Castellanos, 1932 (*P. cordubensis*), reconociendo, como sostenía Ameghino (1888) en la descripción original, cierta afinidad filogenética con el género *Glyptodon*, justificada básicamente por la evidente rugosidad de la cara dorsal de las placas.

Por último, el mismo autor (Castellanos, 1951b) reconoció, a partir de 29 placas asociadas (**CC 758**) de una coraza dorsal proveniente de sedimentos de edad “Brocherense” (Mioceno tardío-Plioceno; Montehermosense-Chapadmalalense) (Tauber y Alvarez, 2003) y colectadas por el Sr. Hennig (coleccionista del entonces Instituto de Geología y Fisiografía de Rosario, Santa Fe) en la estancia “La Isolina”, Valle de los Reartes (Córdoba), un nuevo género y especie muy similar a *Paraglyptodon cordubensis*, que denominó *Isolinia reartensis* Castellanos, 1951. En el mismo trabajo, transfirió nuevamente *P. cordubensis* al género *Isolinia*, como *I. cordubensis* Castellanos, 1951, quedó así comprendiendo dos especies: *I. reartensis* e *I. cordubensis*.

El hallazgo de nuevos materiales en las colecciones del Museo Universitario “Carlos y Florentino Ameghino” (ex Instituto de Fisiografía y Geología “Alfredo Castellanos”) de la Universidad Nacional de Rosario, particularmente un tubo caudal y fragmentos de anillos, húmero, numerosos fragmentos de coraza dorsal y dos hemimandíbulas todo perteneciente al mismo individuo (que curiosamente provienen del mismo viaje de campaña en el que Castellanos (1951b) exhumó el holotipo de *Isolinia reartensis* y que en las colecciones del Museo Universitario “Carlos y Florentino Ameghino”, ex Instituto de Fisiografía y Geología “Alfredo Castellanos”,

lleva el mismo número de repositorio: CC 758), ha permitido, por un lado, establecer la sinonimia entre los taxones mencionados y por otro, incluirla en el género *Neosclerocalyptus*. Su justificación se encuentra en: **a)** tubo caudal de morfología casi idéntica al de “*Sclerocalyptus*” *matthewi*, de contorno caudal cilíndrico-cónico, algo aplastado en sentido dorso-ventral y disminuyendo su diámetro en sentido distal; **b)** lateralmente, existen 5-6 grandes figuras laterales de forma elíptica, al tiempo que las últimas cuatro figuras laterales ocupan más de la mitad total de la longitud del tubo; **c)** hemimandíbulas de morfología general muy similar a la de *Neosclerocalyptus*; **d)** molariformes M3-M8 similares a los de *Neosclerocalyptus* y claramente lobulados ; **e)** placas de la coraza dorsal muy similares a las de *Neosclerocalyptus*, de superficie dorsal plana, aunque con una rugosidad poco acentuada.

Sin embargo, la ausencia en el material analizado de piezas anatómicas con caracteres netamente diagnósticos (e.g. cráneos, corazas dorsales, etc.) no permite, por el momento, asegurar la validez de la especie. A esto debe sumársele la singular problemática estratigráfica del área de procedencia, que presenta una notable mezcla de taxones que en la región pampeana tienen biocrones que se extienden durante el lapso Marplatense-Ensenadense (Plioceno-Pleistoceno medio; *ca.* 3.2-0.5 Ma.) (Marshall *et al.*, 1984; Cione y Tonni, 1995). Tentativamente, Sayago (1975) asigna el “Brocherense” de Castellanos al Miembro inferior de la Formación Cura Brochero, de presunta edad pliopleistocena. Sedimentológicamente, esta unidad está compuesta por una alternancia de arenas fluviales y limos arcillosos rojizos bien consolidados. Por arriba, se encuentra la Formación Mina Clavero, de probable antigüedad correspondiente al Pleistoceno medio-Pleistoceno tardío (Sayago, 1975).

***Hoplophorus kelleri* Roth, 1888 y *Hoplophorus studeri* Roth, 1888**

**Status.** *Nomen nudum*

**Comentarios.** Estas especies fueron incluidas por Roth (1888: 401) dentro de un listado de mamíferos pleistocenos de la región Pampeana. Nunca fueron diagnosticadas o descritas, ni tampoco se mencionó los materiales de cada uno de los taxones.

***Hoplophorus verus* Ameghino, 1889**

**Holotipo.** MPCNP (sin número de colección), una placa de la coraza dorsal.

**Localidad tipo.** Alrededores de la ciudad de Paraná, provincia de Entre Ríos.

**Edad.** Mioceno tardío-Plioceno temprano (“Mesopotamiense”).

**Status.** *Nomen dubium*

**Comentarios.** Este taxón fue creado e ilustrado por Ameghino (1889; lám. LXIX, fig. 15) a partir de una sola placa de la coraza dorsal colectada previamente por el Profesor Pedro Scalabrini en las barrancas del río Paraná (*in sched.*). Como en los casos anteriores, los caracteres provistos (e.g. número de figuritas periféricas, forma de la placa, número de lados, morfología de la cara expuesta de la placa, etc.) son insuficientes y no permiten la asignación de nuevos materiales. En las colecciones del Museo Provincial de Ciencias Naturales de Paraná (Entre Ríos) fue hallado el holotipo, aunque sin número de colección. En las colecciones de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP) existe un calcotipo (**MLP M- 124**).

### *Hoplophorus bergi* Ameghino, 1889

**Holotipo.** MPCNP (extraviado), mitad distal de un tubo caudal. **Calcotipo.** MACN 766.

**Localidad tipo.** Valles de las sierras de Córdoba.

**Edad.** Pleistoceno

**Status.** *Nomen vanum*

**Comentarios.** Esta especie fue reconocida y figurada por Ameghino (1889; lám. XC, figs. 1, 2 y 3) utilizando como material tipo la mitad distal de un tubo caudal proveniente del Pleistoceno de las sierras de Córdoba. Uno de los caracteres diagnósticos más importante para Ameghino fue que la antepenúltima figura lateral de ambos lados está reemplazada por dos figuras elípticas más pequeñas separadas entre sí por una doble hilera de figuritas colocadas por donde debería pasar el eje de esta antepenúltima figura.

La revisión efectuada en la presente contribución muestra que este rasgo anatómico resulta común en los tubos caudales de distintas especies de Hoplophorini, tanto terciarias como cuaternarias (ver Perea, 2005). El resto de los caracteres diagnósticos (e.g. grado de curvatura del tubo caudal, la presencia de figuritas de aspecto circular y sobreelevadas en la cara dorsal, etc.) son también comunes a numerosas especies de Hoplophorini. De acuerdo a Ameghino (1889: 816) el material

tipo era propiedad del Museo Provincial de Ciencias Naturales de Paraná, pero no pudo ser hallado; sin embargo, en las colecciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” se encontró un calcotipo (MACN 766) de la colección “Ameghino”.

***“Hoplophorus” scrobiculatus* Ameghino, 1889**

**Sintipo.** MACN (extraviado), una coraza dorsal y un tubo caudal de dos individuos.

**Lectotipo.** MACN (extraviado), un tubo caudal.

**Localidad tipo.** Provincia de Buenos Aires.

**Edad.** Plioceno tardío-Pleistoceno medio?

**Comentarios.** Ameghino (1889) describió esta especie utilizando como tipo una coraza dorsal y un tubo caudal que presentó como asociados, depositados en las colecciones del entonces Museo Nacional de Buenos Aires. Remarcó que el pequeño tamaño del ejemplar así como la particular morfología de las placas indicaban una supuesta transición al género *Lomaphorus*. Sólo ilustró tres placas asociadas (Ameghino, 1889; lám. LXXXV, fig. 4). Sin embargo, seis años después, Ameghino (1895: 543-544) sostuvo que esta especie debía desaparecer, por cuanto estaba descripta sobre una coraza dorsal referible al Lomaphorini *Lomaphorus compressus* y un tubo caudal probablemente asignable a “*Sclerocalyptus*” *migoyanus*. El material sobre el cual Ameghino basó su descripción no pudo ser hallado en las colecciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales.

Desde una perspectiva nomenclatural, la situación de este taxón resulta particular, ya que está reconocido, de acuerdo con Ameghino (1889) utilizando como tipo partes de dos individuos de especies diferentes. A los fines de dejar el nombre como disponible, se designa expresamente como lectotipo el tubo caudal, siguiendo lo recomendado por el ICZN, 1999 (art. 74).

***Hoplophorus heusseri* Ameghino, 1889**

**Holotipo.** MACN 2222?, un tubo caudal

**Localidad tipo.** Ciudad de Buenos Aires

**Edad.** Pleistoceno

**Status.** *Nomen dubium*

**Comentarios.** De acuerdo a Mones (1986a), el material tipo de este taxón se encuentra actualmente extraviado; sin embargo, en las colecciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales de Buenos Aires fue hallado un tubo caudal de características muy similares a aquél figurado oportunamente por Ameghino (1889; lám. LXXXVI). En este sentido, las medidas dadas por Ameghino (1889: 816) coinciden con las tomadas en esta contribución, no así el dibujo proporcionado, en donde el material aparece completo y sin roturas. Es posible por tanto que Ameghino se haya tomado la “libertad” de imaginar la pequeña porción faltante en el extremo proximal del tubo al momento de representar el material. Cabe también la posibilidad de que el material haya sufrido alguna rotura posterior, o bien simplemente que se encuentre extraviado. De acuerdo a Ameghino (1889: 816), los caracteres distintivos de esta especie son: 1) la forma casi circular del tubo, a excepción de la zona en donde se produce la inflexión; 2) el arqueamiento hacia arriba que sufre el tubo en su parte distal; 3) el ancho uniforme a lo largo de todo el tubo. El hecho de que estos caracteres se encuentren dentro del rango de variación intraespecífica de las diferentes especies de *Neosclerocalyptus* vuelve la validez de este taxón dudosa. A esto debe agregársele la incierta procedencia estratigráfica del material tipo, por cuanto Ameghino (1889) se limita a decir que proviene de la “Formación Pampeana”.

***Hoplophorus evidens* Ameghino, 1889**

**Holotipo.** MACN 1148 (calcotipo), ocho placas asociadas correspondiente a la parte posterior de la coraza dorsal, adyacente a la escotadura caudal.

**Localidad tipo.** Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.

**Edad.** Pleistoceno

**Status.** *Nomen dubium*

**Comentarios.** *Hoplophorus evidens* es un Hoplophorini de gran tamaño descrito y caracterizado por Ameghino (1889) para el Pleistoceno de Santa Cruz de la Sierra, Bolivia, a base de un fragmento posterior de coraza dorsal. Posteriormente, el mismo autor (Ameghino, 1895) atribuyó, sin una fundamentación válida, un tubo caudal referido a *Glyptodon clavipes* por Owen, y exhumado del río Matanza, Partido de Cañuelas, provincia de Buenos Aires. Los caracteres diagnósticos que mencionó Ameghino (1889: 811-812) en ese momento fueron: 1) el evidente grosor de las placas (sobre todo de aquéllas que conforman la escotadura caudal), mayor a las de las



especies de la región Pampeana; 2) las figuras centrales de las placas adyacentes a la escotadura caudal con su eje mayor en sentido transversal; y 3) una evidente concavidad media en las figuras centrales. El material tipo se encuentra extraviado, aunque en las colecciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” fue hallado un calcotipo correspondiente a la colección “Ameghino”. Nuevos materiales (exhumados del Pleistoceno tardío de la localidad de Las Lajitas, provincia de Salta) fueron asignados preliminarmente a esta especie por Zurita *et al.* (2002), y representan el límite más septentrional del género *Neosclerocalyptus* en Argentina (ver capítulo 5: **Biogeografía de los Hoplophorini**). Entre estos nuevos materiales resulta destacable un tubo caudal de gran tamaño, mayor al de las especies “pampeanas”. A pesar de esto, un análisis del material tipo y de aquellos referidos demuestra que la mayoría de los caracteres señalados por Ameghino (1889) no son propios de este taxón, y resultan comunes a las otras especies de Hoplophorini pleistocenas. La validez de este taxón queda supeditada a nuevos y más completos hallazgos, particularmente de estructuras portadoras de claros caracteres diagnósticos (e.g. cráneos).

***Hoplophorus migoyanus* Ameghino, 1889**

**Holotipo.** MACN 14035, tubo caudal roto a nivel de la mitad izquierda de su extremo proximal.

**Localidad tipo.** Río Luján, provincia de Buenos Aires, Argentina.

**Edad:** Pleistoceno medio-tardío (Bonaerense).

**Status.** *Nomen dubium*

**Comentarios.** Cuando Ameghino (1889) dio a conocer esta especie, utilizando como material tipo un tubo caudal, no precisó su procedencia geográfica, limitándose a decir que la había hallado en distintos puntos de la provincia de Buenos Aires, siempre en sedimentos de antigüedad Bonaerense. Tal como aconteció con *N. pseudornatus*, Lydekker (1894) no aceptó la validez de la especie, y la incluyó erróneamente dentro de su “*Lomaphorus ornatus*”. El conjunto de caracteres diagnósticos dados por Ameghino (1889, 1895) (e.g. longitud y grado de curvamiento del tubo caudal, número de figuras laterales, forma de la extremidad distal, etc.) no permiten asegurar la validez de este taxón.

***Hoplophorus interstitialis* Richter, 1911**

**Holotipo.** DPUW ? (extraviado), una coraza dorsal en mal estado de preservación y parcialmente reconstruida; anillos y tubo caudal (Richter, 1911, lám. XXII, fig. 1).

**Localidad tipo.** Provincia de Buenos Aires, Argentina.

**Edad.** Pleistoceno

**Status.** *Nomen dubium*

**Comentarios.** Esta especie fue reconocida y figurada por Richter (1911; lám. 22, fig. 1) a partir de una coraza dorsal en mal estado de preservación, asociada al tubo y los anillos caudales. La procedencia geográfica y estratigráfica dadas por el autor resultan sumamente ambiguas, por cuanto se limitan a decir que provienen del Pleistoceno de la provincia de Buenos Aires. A pesar de las extensas descripciones dadas por el autor, no es posible identificar caracteres diagnósticos. Por otro lado, el número de colección del material nunca fue dado a conocer por el autor (Mones, 1986a).

***Hoplophorus inornatus* Richter, 1911**

**Holotipo.** DPUW? (extraviado), porción proximal de tubo caudal, con un anillo asociado (Richter, 1911, lám. XXIII, fig.5).

**Localidad tipo.** Provincia de Buenos Aires, Argentina

**Edad.** Pleistoceno

**Status.** *Nomen vanum*

**Comentarios.** Como en el caso anterior, este taxón fue originalmente descrito y figurado por Richter (1911; lám. 23, fig. 5) a base de un fragmento proximal de un tubo caudal en muy mal estado de preservación y sin buena procedencia geográfica y estratigráfica. Los rasgos diagnósticos oportunamente dados a conocer por Richter (1911) son irrelevantes en la identificación del taxón y erróneos por cuanto están basados en materiales muy erosionados y fragmentarios. Por otro lado, el número de colección del material nunca fue dado a conocer por el autor (Mones, 1986a).

***Hoplophorus ornatus rothi* Richter, 1911**

**Holotipo.** DPUW? (extraviado), fragmento posterior de cráneo, hemimandíbula izquierda, fragmentos del escudete cefálico y fragmentos del esqueleto apendicular

(cuboide, astrágalo, navicular, ectocuneiforme, metatarsales y falanges) (Richter, 1911, lám. XXII, figs. 2, 3 y 4).

**Localidad tipo.** Provincia de Buenos Aires, Argentina

**Edad.** Pleistoceno

**Status.** *Nomen vanum*

**Comentarios.** Esta subespecie de *Hoplophorus ornatus* fue creada y ilustrada también por Richter (1911, lám. 22, figs. 2-4 y lám. 23, figs. 1-4) utilizando materiales muy fragmentarios y sin una clara procedencia estratigráfica ni geográfica. A pesar de la exhaustiva descripción efectuada por Richter (1911: 268-280) no es posible visualizar buenos caracteres diagnósticos, mayormente debido al pobre estado de conservación de los materiales tipo. A esto debe sumársele que el holotipo está extraviado. Por otro lado, el número de colección del material nunca fue dado a conocer por el autor (Mones, 1986a).

### *Sclerocalyptus undans* Ameghino, 1895

**Holotipo.** MLP ? (extraviado), fragmento de coraza dorsal (Lydekker, 1894, lám. XIV, fig. 4).

**Localidad tipo.** Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires.

**Edad.** Pleistoceno?

**Status.** *Nomen dubium*

**Comentarios.** Ameghino (1895) reconoció y describió esta especie utilizando como tipo un fragmento de coraza dorsal ilustrado por Lydekker (1894; lám. XIV, fig. 4), asignado a "*Lomaphorus*" *lineatus*. La descripción dada por Ameghino (1895) resulta claramente insuficiente, ya que los caracteres considerados (e.g. grado de rugosidad de la figura central, número y forma de las figuritas periféricas, etc.) resultan comunes a los Hoplophorini; tampoco mencionó su procedencia estratigráfica. Mones (1986a) la asigna, con dudas, al Pleistoceno, pero sin dar mayores precisiones al respecto. El holotipo tampoco fue hallado, por lo que se considera extraviado; tampoco pudo obtenerse su número de colección. Tentativamente, Ameghino (1895) refirió a *S. undans* un trozo lateral de coraza, también figurado por Lydekker (1894; lám. XIV, fig. 5), que tampoco pudo ser hallado.

***Hoplophorus echazui*** Hoffstetter, 1964

**Holotipo.** MNPA 141, mitad distal de un tubo caudal.

**Material referido.** MNPA 142, diversos fragmentos de la coraza dorsal y una placa proveniente de un anillo caudal.

**Localidad tipo.** Tarija, Bolivia.

**Edad.** Ensenadense tardío? (Werdeli, 1991).

**Status.** *Nomen dubium*

**Comentarios.** Esta especie fue reconocida y descrita por Hoffstetter (1964), utilizando como material tipo la mitad distal de un tubo caudal proveniente del Tarijense (*sic*, Hoffstetter, 1964: 127) de Tarija, Bolivia. Entre los caracteres diagnósticos dados por el autor que lo diferencian de *H. euphractus* (e.g. bordes laterales del tubo más paralelos, extremidad del tubo más redondeada, menor número de figuritas periféricas en la cara dorsal, etc.) no es posible hallar buenos y claros rasgos distintivos, dado que la mayoría presentan en los Hoplophorini un alto grado de variabilidad. El mismo Hoffstetter (1964: 131) reconoció esta limitación cuando afirmó: “*Il conviendra cependant de réviser cette interptetation provisoire lorsqu’ on connaîtra plusieurs tubes caudaux de chacune de ces formes, et qu’on sera en mesure de préciser leurs variations respectives*”. En consecuencia, si bien el material corresponde efectivamente al género *Hoplophorus*, la validez de la especie *H. echazui* queda supeditada al hallazgo de nuevos y más completos materiales.

**CUADRO 2.** Distribución cronológica de las especies de Hoplophorinae Hoplophorini reconocidas como válidas en esta contribución. (1) *Eosclerocalyptus proximus*, (2) *Eosclerocalyptus tapinocephalus*, (3) *Eosclerocalyptus lineatus*, (4) *Neosclerocalyptus pseudornatus*, (5) *Neosclerocalyptus ornatus*, (6) *Neosclerocalyptus gouldi*, (7) *Neosclerocalyptus paskoensis*, (8) *Hoplophorus euphractus*, (9), Hoplophorini indet.

Ma	ÉPOCAS	EADAES	PISOS AMÉRICA DEL SUR	BIOCRÓN DE LAS ESPECIES DE HOPLOPHORINI										
				1	2	3	4	5	6	7	8	9		
	HOLOCENO		PLATENSE											
		TARDÍO	LUJANENSE											
		MEDIO	BONAERENSE											
1	PLEISTOCENO	TEMPRANO	ENSENADENSE											
2														
3	PLIOCENO	TARDÍO	MARPLATENSE											
4			SANANDRESENSE											
5			VOROHUENSE										?	
6			BARRANCALOBENSE										?	
7		CHARDINAL-LENSE	SUPERIOR											
8			INFERIOR											
9		TEMPRANO	MONTEHERMOSENSE											
10	MIOCENO		MONTEHERMOSENSE											
11														
12														
13														
14														
15														
16														
17														
18														
19														
20														
21														
22														
23														
24														
25														
26														
27														
28														
29														
30														
31														
32														
33														
34														
35														
36														
37														
38														
39														
40														
41														
42														
43														
44														
45														
46														
47														
48														
49														
50														
51														
52														

## 4. FILOGENIA Y EVOLUCIÓN

### 4.1. PRINCIPALES AGRUPAMIENTOS SISTEMÁTICOS PROPUESTOS PREVIAMENTE PARA LOS HOPLOPHORINAE HOPLOPHORINI

Uno de los primeros intentos en elaborar un esquema sistemático y hasta filogenético de los Glyptodontidae corresponde a Ameghino (1889), quien dividió los “Glyptodontia” en tres grandes familias: Glyptodontidae, Doedicuridae y Hoplophoridae. En el reconocimiento de esta última familia utilizó básicamente caracteres relacionados a la forma y ornamentación de coraza dorsal y caudal. Incluyó en esta familia seis géneros: *Propalaehoplophorus*, *Palaehoplophorus*, *Zaphilus*, *Lomaphorus* y *Hoplophorus* (= *Sclerocalyptus* Ameghino, 1891).

Hoffstetter (1958) reconoció, dentro de los Hoplophorinae (=Sclerocalyptinae), una serie de tribus, basadas principalmente en la ornamentación de la coraza dorsal y del tubo caudal. De igual modo, remarcó la notable proximidad filogenética con los Propalaehoplophorinae. Para Hoffstetter (*op. cit.*) algunas de estas tribus (e.g. Plohophorini) eran agrupaciones no monofiléticas y revestían un carácter provisorio. En el reconocimiento de los “Sclerocalyptini” (=Hoplophorini), este autor utilizó como caracteres principales: a) la ornamentación de las placas, muy similar a la de las formas santacrucenses; b) la morfología del tubo caudal, cilíndrico-cónico, un poco deprimido distalmente y curvado hacia arriba; y c) la notable simplicidad de los primeros molariformes. En este esquema incluyó como especie más basal a *Sclerocalyptus verus*, del “Mesopotamiense” (Mioceno tardío-Plioceno), pero asegurando correctamente que debía pertenecer a un género diferente (Hoffstetter, 1958: 578). También incluyó los géneros araucanenses (Mioceno tardío-Plioceno temprano) *Eosclerocalyptus* (considerado por él como el ancestro directo de *Sclerocalyptus*), *Eosclerophorus* y *Hoplophractus*; otro género terciario incluido por él fue *Isolinia*. En el Pleistoceno, los Hoplophorini sólo quedaron representados por dos géneros: “*Sclerocalyptus*” (con una gran cantidad de especies) y *Hoplophorus*. Fuera del actual territorio de la República Argentina, incluyó en esta tribu a un género proveniente del Neógeno de Uruguay, *Trabalia*.

El esquema sistemático propuesto para los Hoplophorini por Paula Couto (1979) es casi idéntico al de Hoffstetter (1958). Ambos autores coincidieron en que *Parahoplophorus paranensis* (=“*Sclerocalyptus*” *paranensis* Ameghino) es, en

realidad, un Plohophorini, de acuerdo a la propuesta original de Castellanos (1932) en el momento de reconocer el género *Parahoplophorus*. En este contexto, Castellanos (1939) destacó la notable similitud en la ornamentación de las placas de la coraza dorsal con *Plohophorus*.

Una de las últimas propuestas de agrupación fue llevada a cabo por McKenna y Bell (1997), pero a diferencia de Hoffstetter (1958) y Paula Couto (1979), y seguramente de acuerdo con el carácter sintético del trabajo, no dieron argumentación alguna de los criterios seguidos para justificar los esquemas clasificatorios. Así, ellos incluyeron dentro de los Hoplophorini a los géneros tradicionalmente incluidos: *Hoplophorus*, *Neosclerocalyptus*, *Hoplophractus*, *Eosclerocalyptus*, *Trabalia*, *Eosclerophorus* e *Isolinia*. De igual modo, también incluyeron en los Hoplophorini a los géneros *Parahoplophorus*, *Stromaphoropsis*, *Stromaphorus* y *Berthawyleia*, considerados pertenecientes a los Plohophorini por Hoffstetter (1958) y Paula Couto (1979), y a *Trachycalyptus*, que estos últimos incluían dentro de los Hoplophorinae Lomaphorini.

Por otra parte, los análisis filogenéticos de los Glyptodontidae son muy escasos. Uno de los primeros intentos corresponde a Fariña (1993), cuyo análisis refuta la supuesta monofilia de los Hoplophorinae en tanto los Hoplophorini aparecen como el grupo hermano del clado compuesto por los Doedicurinae, Panochthini y Glyptodontinae. Otro análisis preliminar fue efectuado por Fernicola *et al.*, (2002) y Fernicola (2005), utilizando caracteres craneomandibulares. El resultado obtenido por estos autores tampoco sustenta la monofilia de los Hoplophorinae ni de los Hoplophorini, ya que *Eosclerocalyptus* aparece como el grupo hermano del clado conformado por *Neosclerocalyptus* y *Panochthus*. Desde entonces, no se han vuelto a proponer filogenias para los Glyptodontidae.



## 4.2. DESCRIPCIÓN, CODIFICACIÓN E ILUSTRACIÓN DE LOS CARACTERES UTILIZADOS

### a) Craneanos:

**0) Neumatización de los senos fronto-nasales:** la presencia de un tejido trabecular sumamente desarrollado en los senos fronto-nasales, la expansión lateral vinculada y el aumento del volumen interno resulta evidente en todas las especies pleistocenas de Glyptodontidae Hoplophorini. Sin embargo, no hay evidencia de este tipo de neumatización y ni de la expansión lateral de los senos en las formas terciarias de Hoplophorini.

Este carácter ha sido codificado como:

0: senos con ausencia de tejido trabecular.

1: senos con presencia de tejido trabecular.



0: senos con ausencia de tejido trabecular    1: senos con presencia de tejido trabecular

**1) Morfología externa de la región nasal:** la forma externa de la pared lateral de la región nasal resulta variable: a) la pared latero-externa plana y los bordes libres de los nasales rectos; b) la pared latero-externa con cierta convexidad y los bordes libres de los nasales recurvados hacia el plano sagital, vinculado con el aumento de volumen de los senos; c) la pared latero-externa con cierta convexidad y los bordes libres de los nasales rectos, sin ningún tipo de curvatura.

Este carácter ha sido codificado como:

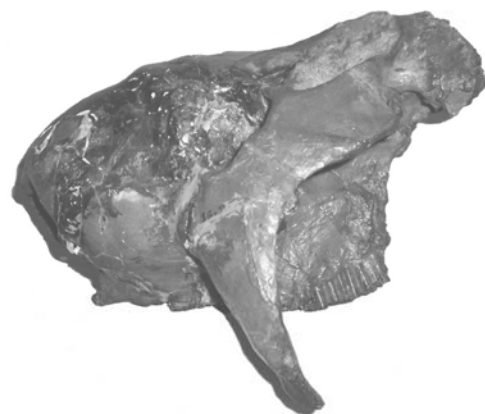
0: pared latero-externa plana y borde libres de los nasales recto.

1: pared latero-externa convexa y borde libres de los nasales recurvados hacia el plano sagital.

2: pared latero-externa convexa y borde libres de los nasales recto.



0: pared latero externa plana y borde libre de los nasales rectos



1: pared latero externa convexa y borde libre de los nasales recurvados hacia el plano sagital



2: pared latero externa convexa y borde libre de los nasales recto

**2) Diámetro transverso del área ubicada por delante de la porción yugal del proceso descendente/longitud total del cráneo (LM) (ver Tabla de Medidas 1):** en vista dorsal, se observa que el área del cráneo que se ubica por delante del borde anterior de la porción yugal del proceso descendente presenta diversos grados de expansión lateral. En las especies de Propalaehoplophorinae el índice obtenido es bajo. En las especies pleistocenas de *Neosclerocalyptus*, el diámetro transverso de esta región equivale a más del 50% de la longitud del cráneo.

La codificación es como sigue:

0:  $DTRA/LM = 0.23-0.33$

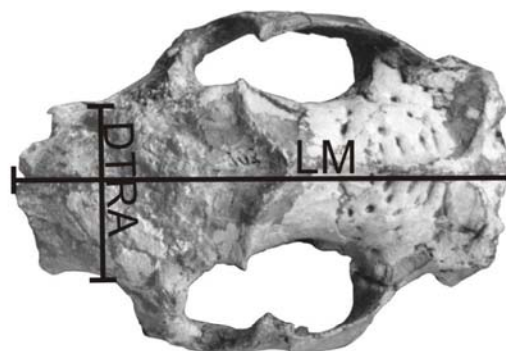
1:  $DTRA/LM = 0.36-0.38$

2:  $DTRA/LM = 0.51-0.57$

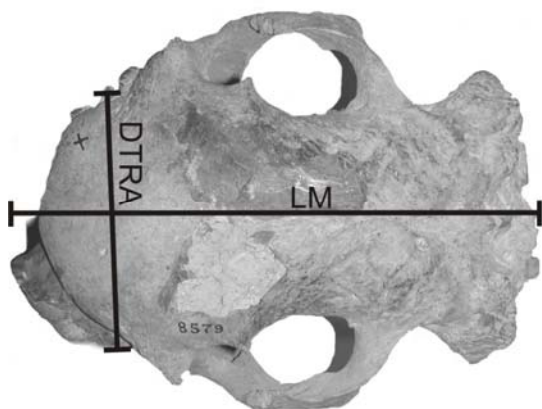
3:  $DTRA/LM = 0.61-0.67$



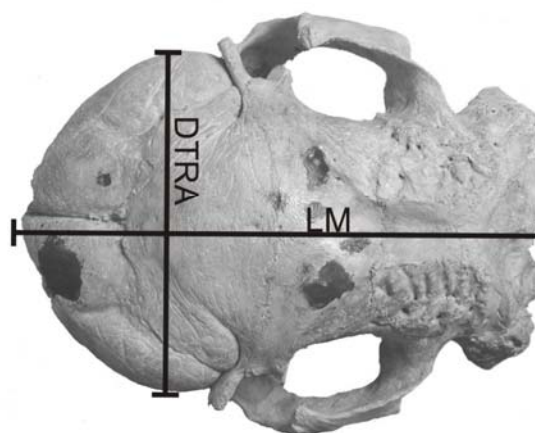
0:  $DTRA/LM: 0.23 \ 0.33$



1:  $DTRA/LM: 0.36 \ 0.38$



2:  $DTRA/LM: 0.51 \ 0.57$



3:  $DTRA/LM: 0.61 \ 0.67$

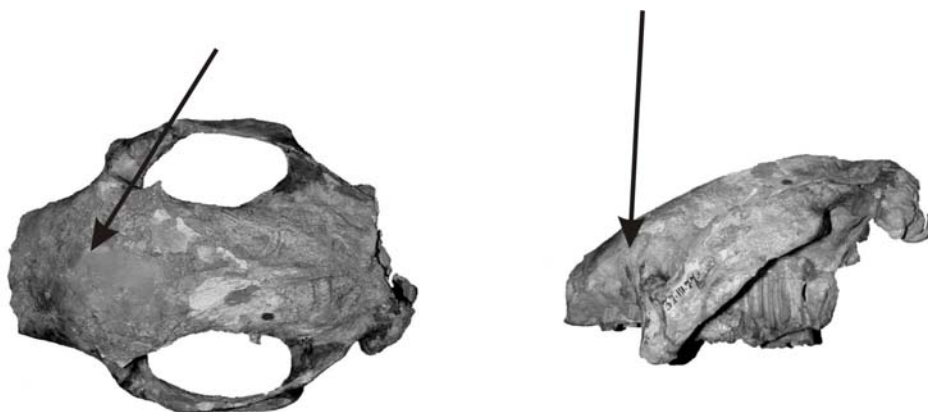
**3) Área de contacto naso-fronto-maxilar:** en las normas lateral y dorsal se observa que el contacto entre frontales y maxilares con los nasales se muestra como una superficie cercanamente plana, en las especies terciarias; o bien los nasales están

separados de los frontales y de los maxilares por una profunda hendidura, de sección en “V” muy evidente, en las formas cuaternarias.

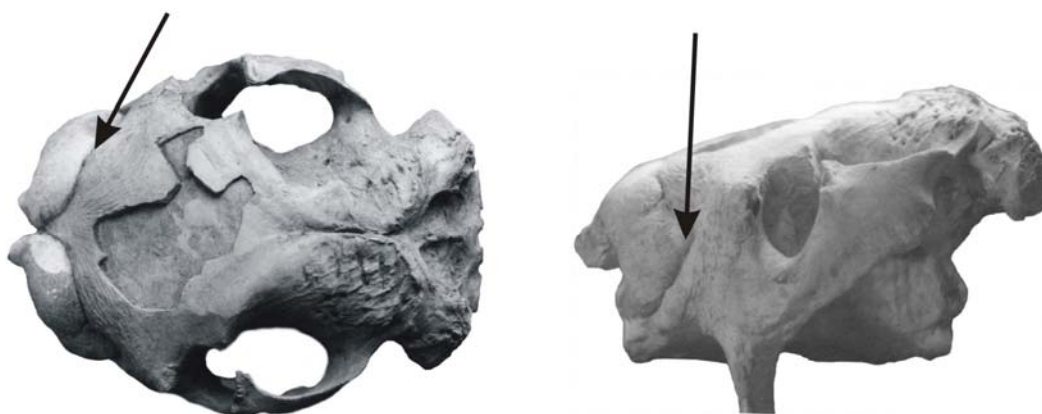
Este carácter se codifica como sigue:

0: área de contacto cercanamente plana.

1: área de contacto con una evidente hendidura de sección en “V”.



0: Area de contacto cercanamente plana



1: Area de contacto con una evidente hendidura de seccion en “V”

**4) Contorno del área ubicada por delante de las escotaduras orbitarias:** en vista dorsal se observa que la proyección de los bordes anterior y lateral del área localizada por delante de las escotaduras orbitarias (nasales y frontales) es de forma subtriangular, (con su vértice localizado en el extremo más anterior de los nasales); o bien el área puede definir un contorno semicircular, como es propio del género *Neosclerocalyptus*.

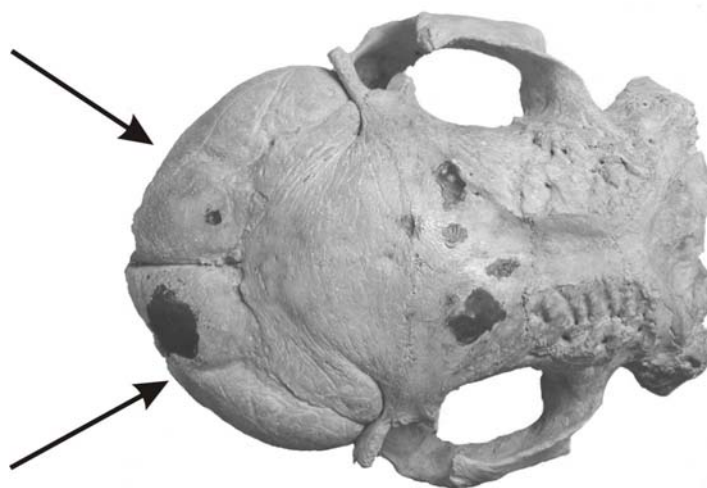
Este carácter ha sido codificado de la siguiente manera:

0: de contorno subtriangular

1: de contorno semicircular



0: de contorno subtriangular

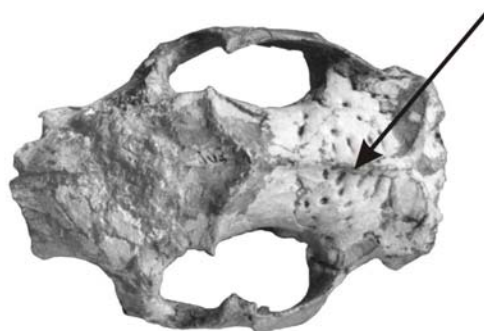


1: de contorno subcircular

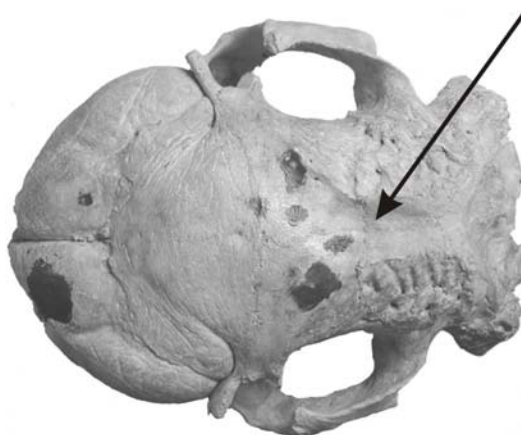
**5) Area occipito-parietal:** dorsalmente, el cráneo puede presentar una cresta sagital, que se bifurca a nivel del límite entre los parietales y frontales, divergiendo anteriormente hasta terminar sobre las apófisis postorbitarias del frontal. Alternativamente, esta cresta no está presente y en su lugar hay una concavidad media. Se ha codificado este carácter de la siguiente manera:

0: con cresta sagital.

1: con una concavidad media.



0: con cresta sagital



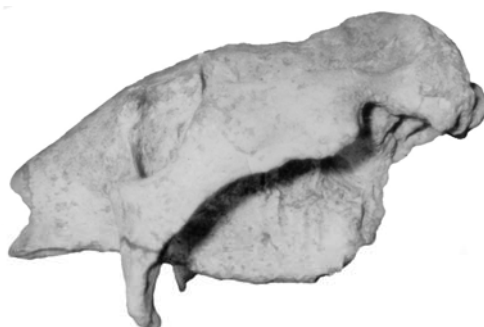
1: con una concavidad media

**6) Perfil dorsal del cráneo en vista lateral:** tomando como referencia el plano palatal, el perfil dorsal del cráneo puede ser recto y descendente hacia los nasales, o convexo. En este último caso, hay dos morfologías posibles: el área nasal puede estar casi a la misma altura que la parieto-occipital o bien puede ubicarse en un plano mucho más bajo.

La codificación de este carácter es como sigue:

- 0: recto, con la región nasal más baja con respecto a la parieto-occipital.
- 1: convexo, con la región nasal mucho más baja en relación a la parieto-occipital.
- 2: convexo, con la región nasal a aproximadamente el mismo nivel que la parieto-occipital.





0: recto, con la region nasal mas baja con respecto a la parieto occipital



1: convexo, con la region nasal mucho mas baja con respecto a la parieto occipital



2: convexo, con la region nasal a aproximadamente el mismo nivel que la parieto occipital

**7) Grado de inclinación del supraoccipital en relación al plano basilar:** en vista lateral, y en referencia a plano basilar, la inclinación del supraoccipital puede variar entre: **a)** cercanamente perpendicular, describiendo un ángulo entre  $83^\circ$  y  $85^\circ$ ; **b)** entre  $60^\circ$  y  $65^\circ$ ; **c)** entre  $40^\circ$  y  $50^\circ$ .

La codificación es como sigue:

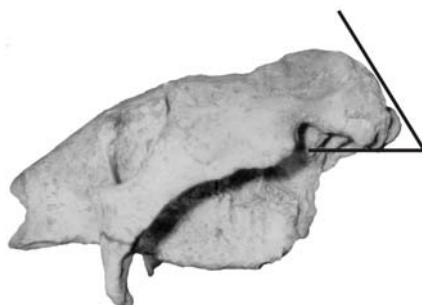
0: entre  $83^\circ$  y  $85^\circ$

1: entre  $60^\circ$  y  $65^\circ$

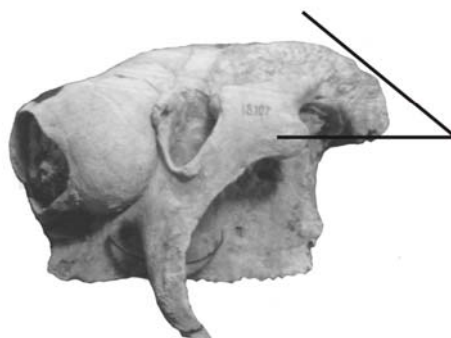
2: entre  $40^\circ$  y  $50^\circ$



0: entre 83 y 85 grados



1: entre 60 y 65 grados



2: entre 40 y 50 grados

**8) Borde póstero-inferior del arco cigomático:** la porción cigomática del escamoso muestra en su borde póstero-inferior (cerca del punto de contacto con la escama del temporal) un tubérculo. Esta estructura está presente en las formas terciarias de Hoplophorinae Hoplophorini, y se vuelve más evidente en las especies pleistocenas.

La codificación es la siguiente:

0: ausencia de tubérculo

1: presencia de tubérculo





0: ausencia de tuberculo



1: presencia de tuberculo

**9) Posición del extremo antero-superior de los nasales en relación a la región posterior del cráneo, siguiendo una proyección paralela al plano palatal:** trazando una línea paralela al plano palatal a nivel del extremo antero-superior de los nasales, ésta puede alcanzar en el extremo posterior del cráneo diferentes alturas, que corresponde a sendas proyecciones de otras estructuras craneanas y son características en los distintos grupos.

Este carácter se codifica como sigue:

0: borde antero-superior de los nasales a nivel de la mitad superior de los cóndilos occipitales.

1: borde antero-superior de los nasales a nivel de la mitad superior del supraoccipital.

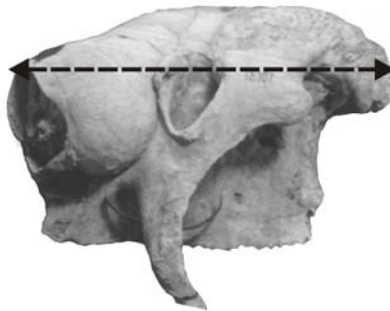
2: borde antero-superior de los nasales a nivel del basioccipital.

3: borde antero-superior de los nasales a nivel de la mitad de la altura total de la porción alveolar de los maxilares

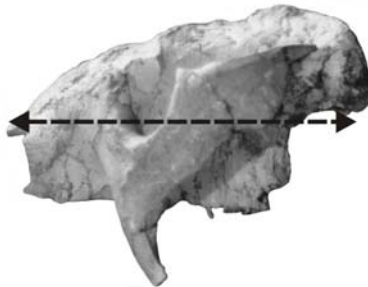
4: extremo antero-superior de los nasales a nivel de la mitad superior de la altura de la porción alveolar de los maxilares



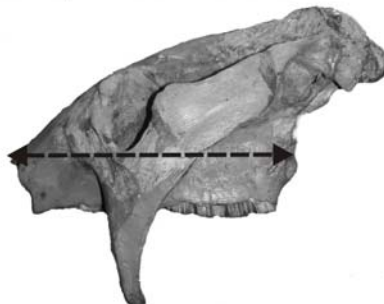
0: borde antero superior de los nasales a nivel de la mitad superior de los condilos occipitales



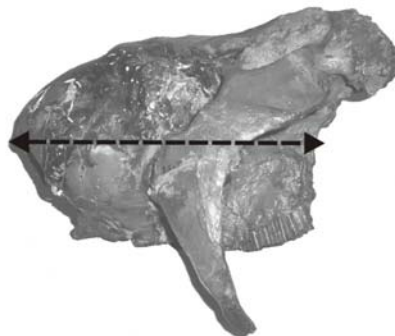
1: borde antero superior de los nasales a nivel de la mitad superior del supraoccipital



2: borde antero superior de los nasales a nivel del basioccipital



3: borde antero superior de los nasales a nivel de la mitad de la altura total de la porcion alveolar de los maxilares



4: extremo antero superior de los nasales a nivel de la mitad superior de la porcion alveolar de los maxilares

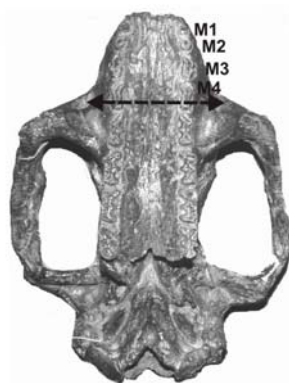
**10) Proyección del plano del foramen infraorbitario en relación a la serie dentaria:** en vista oclusal (y colocando al plano palatal sobre la horizontal) se observa que la proyección del plano del foramen infraorbitario puede corresponderse con distintas posiciones en la serie dentaria: a) coincidente aproximadamente con el lóbulo medio del M4; b) entre el M3 y el M4; c) coincidente con el lóbulo medio del M3.

La codificación efectuada es la siguiente:

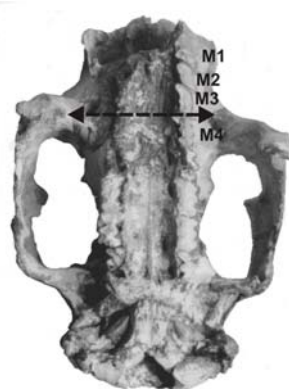
0: coincidente con el M4.

1: entre el M3 y M4.

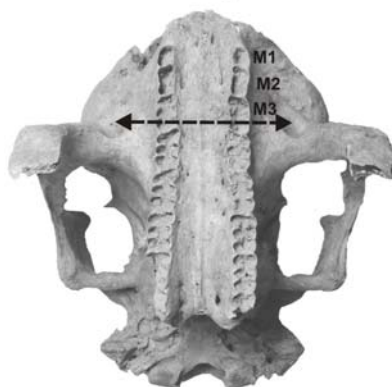
2: coincidente con el M3.



0: coincidente con el M4



1: entre el M3 y el M4



2: coincidente con el M3

**11) Diámetro sagital/ diámetro transverso del foramen *magnum* :** el contorno del foramen *magnum* puede ser subelíptico, siempre con su eje mayor orientado en sentido transverso, o casi completamente circular.

Se ha codificado este carácter de la siguiente manera:

0: DS/DV= 0.60-0.83.

1: DS/DV= 0.90-1.2



0: DS/DV: 0.60 0.83



1: DS/DV: 0.90 1.2

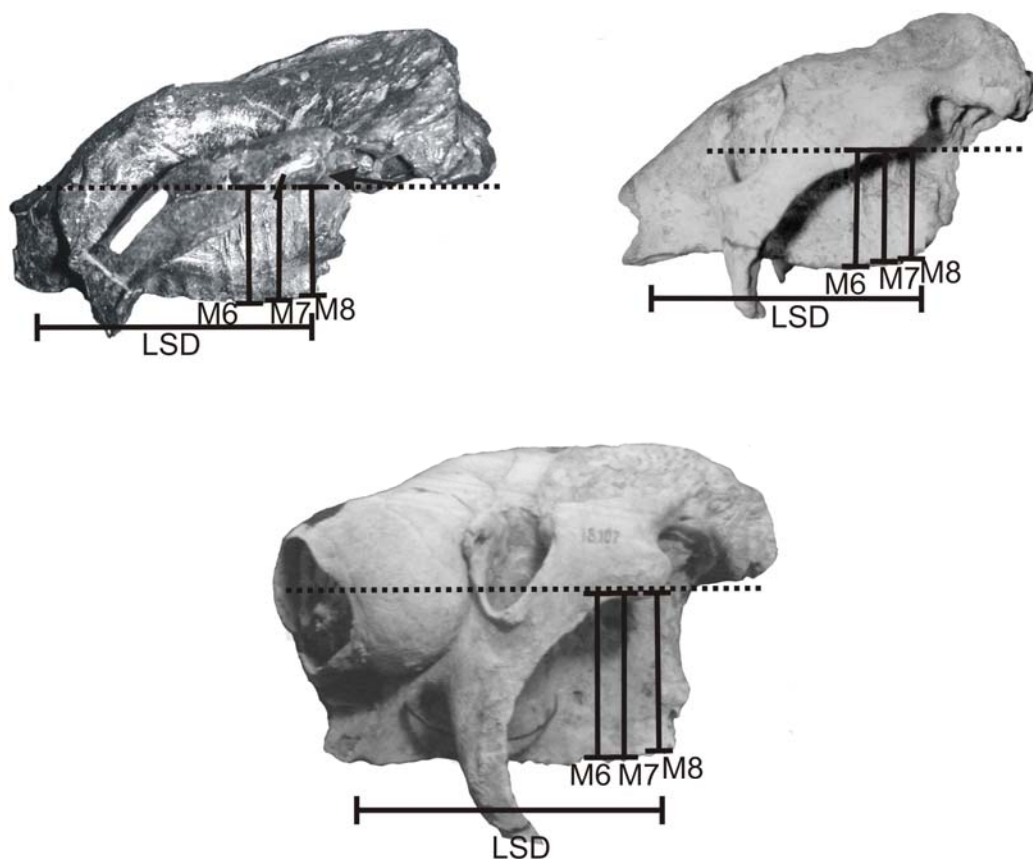
**12) Índice de hipsodoncia inferido maxilar (expresado como la relación entre el promedio de la altura del M6-M8 / la longitud de la serie dentaria (LSD; ver Tabla de Medidas 1):** entre los ejemplares aquí analizados se distinguen claramente tres grandes agrupaciones de acuerdo a este índice, con discontinuidades que las soportan.

La codificación es como sigue:

0:  $X \text{ M6-M8/LSD} = 0.31-0.36$

1:  $X \text{ M6-M8/LSD} = 0.40-0.42$

2:  $X \text{ M6-M8/LSD} = 0.45-0.60$

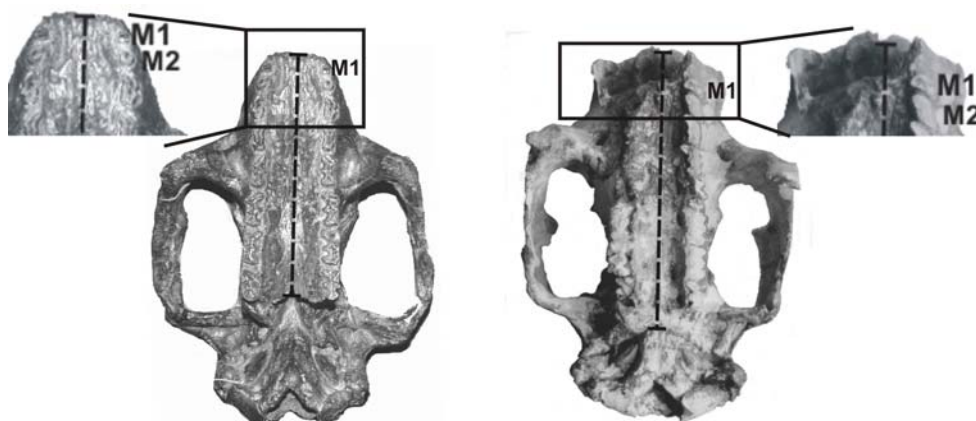


**13) Sección del M1:** todos los Glyptodontidae Hoplophorini se caracterizan por poseer el primer molariforme simple, aunque su sección puede variar de forma: a) el M1 puede ser de contorno circular, o bien ligeramente elongado; en este último caso siempre con su eje mayor orientado con respecto a la serie dentaria en un rango que va de 45° a 90°; b) el M1 es siempre elongado, pero con su eje mayor paralelo a la serie dentaria.

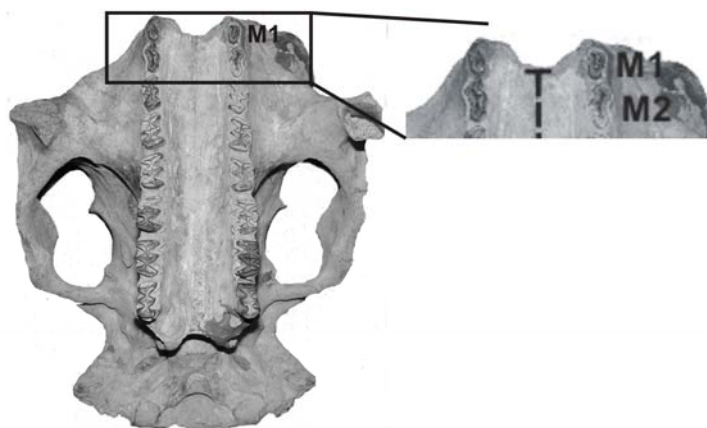
La codificación es como se detalla a continuación:

0: circular, o ligeramente elongado (rango: 0.66-1.2; X: 0.88) con su eje mayor orientado en un ángulo de 90° a 45° con respecto al eje longitudinal de la serie dentaria.

1: elongado (rango: 1.55-2.16; X: 1.77), con su eje mayor orientado paralelamente respecto al eje anteroposterior de la serie dentaria.



0: circular, o ligeramente elongado (rango: 0.66-1.2. X: 0.88) con su eje mayor orientado en un ángulo de 90° a 45° con respecto al eje longitudinal de la serie dentaria.



1: elongado (rango: 1.55-2.16. X: 1.77 ), con su eje mayor orientado paralelamente respecto al eje anteroposterior de la serie dentaria.

**14) Sección del M2:** el segundo molariforme superior es siempre de sección simple en las formas terciarias, sin evidencia de lobulación. En los taxones cuaternarios, ya se observa un comienzo en la lobulación a) el M2 puede ser de sección simple, elongado anteroposteriormente y con sus bordes anterior y posterior convexos; b) este molariforme, simple, presenta sus bordes anterior y posterior muy aguzados; c) es posible observar una lobulación incipiente, más marcada del lado lingual que labial.

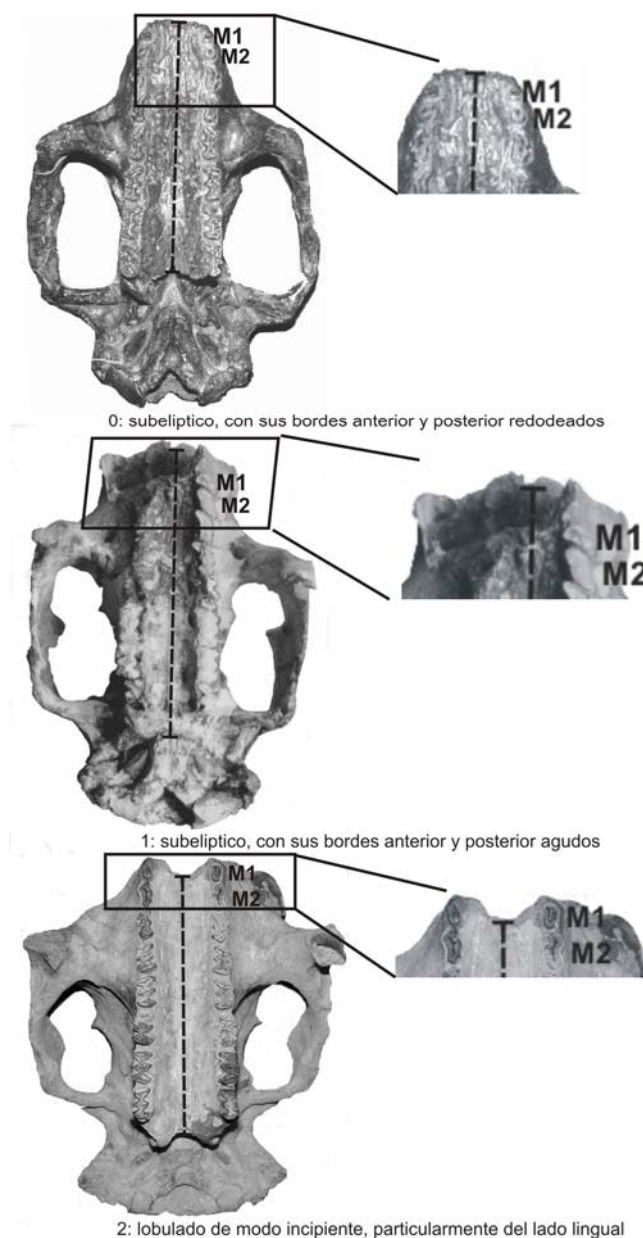
Se ha codificado como se presenta a continuación:

0: subelíptico, con sus bordes anterior y posterior redondeados.

1: subelíptico, con sus bordes anterior y posterior agudos.

2: lobulado de modo incipiente, particularmente del lado lingual.





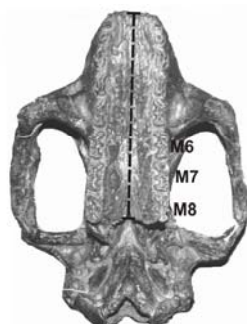
**15) Morfología de los molariformes M6-M8:** la variación morfológica de los molariformes M6-M8 en los Glyptodontidae Hoplophorini está mayormente circunscripta al primer y último lóbulos. Hay dos tipos morfológicos: **a)** existe un desarrollo bilateral asimétrico del primer y último lóbulo (mayor desarrollo lingual que labial), con el borde anterior del primero cóncavo; **b)** el primer y último lóbulo presentan un desarrollo bilateral simétrico, con el borde anterior del primero plano o ligeramente convexo.

Este carácter ha sido codificado como:

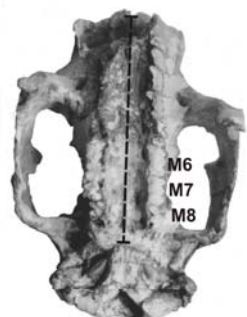
0: desarrollo bilateral asimétrico del primer y último lóbulo, con la pared anterior del primero cóncava.

1: desarrollo bilateral asimétrico del primer y último lóbulo, con la pared anterior del primero plana.

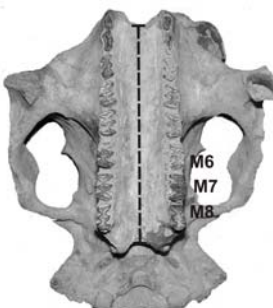
2: desarrollo bilateral simétrico, con la pared anterior del primero plano o ligeramente convexo.



0: desarrollo bilateral asimétrico del primer y último lóbulo, con la pared anterior del primero concava



1: desarrollo bilateral asimétrico del primer y último lóbulo, con la pared anterior del primero plana



2: desarrollo bilateral simétrico, con la pared anterior del primero plana o ligeramente convexo

# **16) Contorno del borde labial del tercer lóbulo de los molariformes trilobulados:**

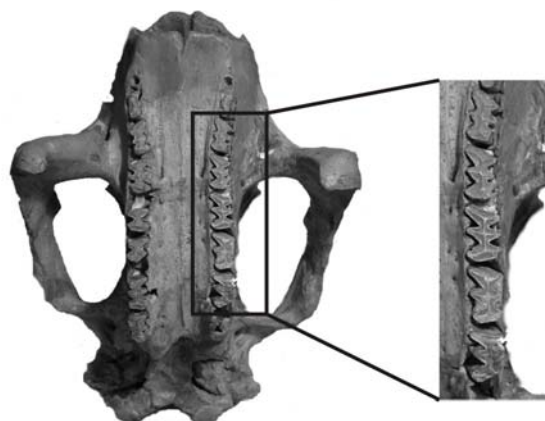
en los molariformes trilobulados, el borde externo del último lóbulo presenta dos morfologías básicas: a) lleva un surco medio en los tres últimos dientes molariformes (M5-M8); b) o bien este borde es simplemente convexo.

Este carácter ha sido codificado como sigue:

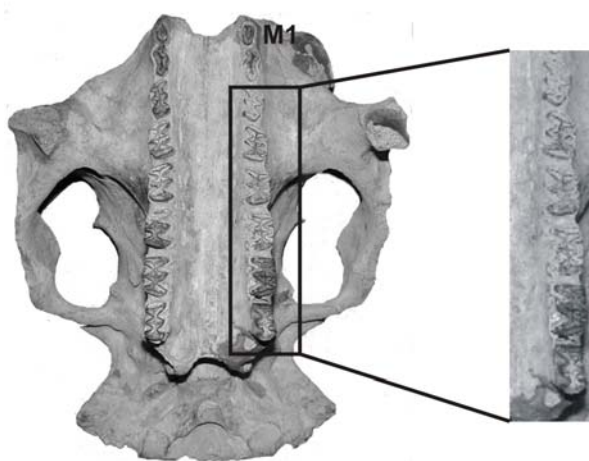
0: borde labial del tercer lóbulo con escotadura.

1: borde labial del tercer lóbulo sin escotadura.





0: borde labial del tercer lobulo con escotadura



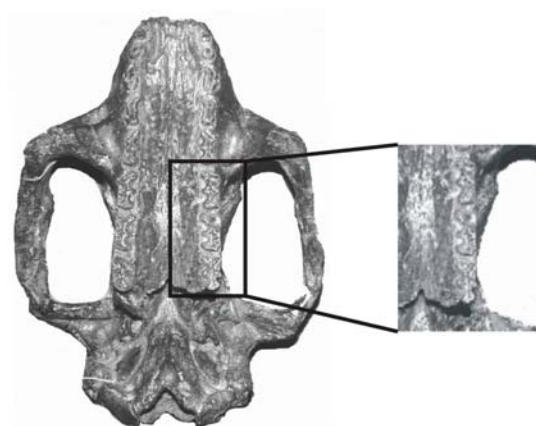
1: borde labial del tercer lobulo sin escotadura

**17) Molariformes que presentan el tercer lóbulo escotado:** la aparición de una escotadura en el borde externo de los molariformes es variable en la serie dentaria. Esta puede abarcar los últimos seis molariformes (M3-M8), o bien comprender los últimos cuatro (M5-M8).

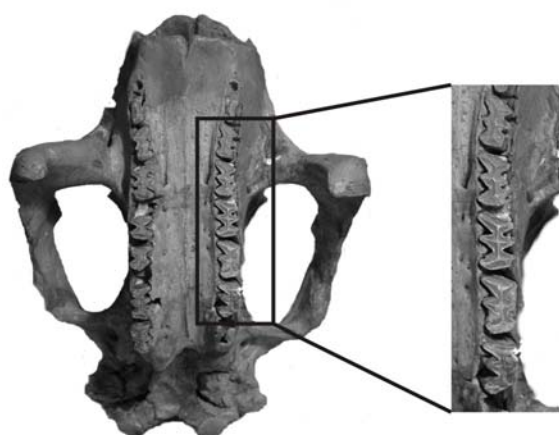
La codificación es la siguiente:

0: M5-M8

1: M3-M8



O: M5 M8



1: M3 M8

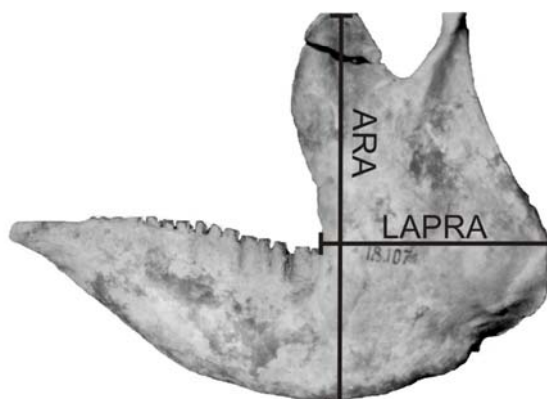
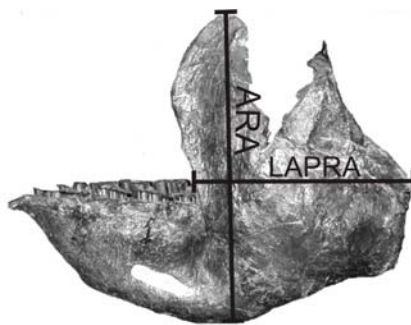
## b) Mandibulares

**18) Relación longitud antero-posterior máxima (LAPRA) / altura máxima de la rama ascendente (ARA) (ver Tabla de Medidas 2):** el índice obtenido a partir de la relación de medidas entre el diámetro antero-posterior máximo (tomado a nivel alveolar) de la rama ascendente y su altura máxima, se vuelve progresivamente más pequeño, desde las formas santacrucenses hasta la lujanense.

Este carácter ha sido codificado como sigue:

0:  $LAP/AM = 0.69-0.76$  (X: 0.72)

1:  $LAP/AM = 0.50-0.62$  (X: 0.55)



**19) Longitud de la región pre-dentaria de la sínfisis mandibular a nivel alveolar (LAP) (ver Tabla de Medidas 2):** por delante del m1, la región sinfisiaria puede tener a nivel alveolar: a) un largo aproximadamente igual al m1 más el m2; b) encontrarse aún más elongada que la distancia comprendida por los dos primeros molariformes.

Se ha codificado este carácter como sigue:

0: igual o menor a la longitud ocupada por el m1-m2.

1: mayor a la longitud ocupada por el m1-m2.



0: igual o menor a la longitud ocupada por el m1 m2



1: mayor a la longitud ocupada por el m1 m2

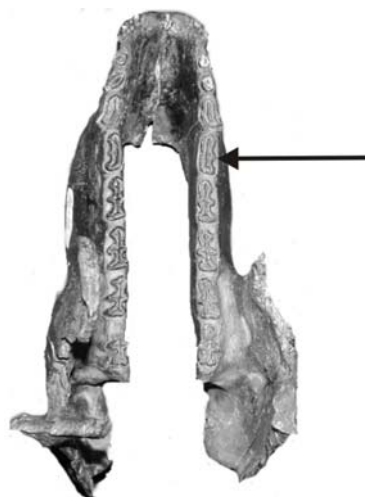
**20) Inicio de la lobulación en la serie molariforme:** el inicio de la lobulación evidente resulta muy variable. Esto puede darse: a) a partir del m4; b) a partir del m3; c) a partir del m2.

La codificación es la siguiente:

0: desde el m4 inclusive.

1: desde el m3 inclusive.

2: desde el m2 inclusive.



0: desde el m4 inclusive



1: desde el m3 inclusive



2: desde el m2 inclusive

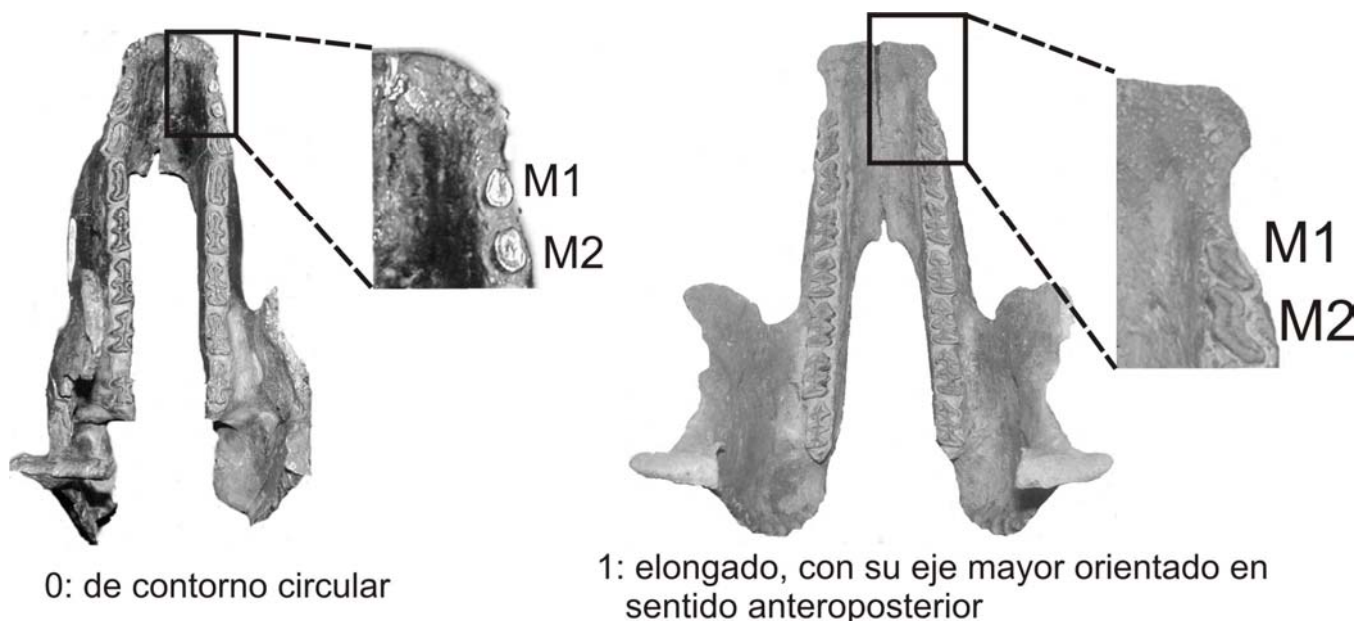
**21) Sección del m1:** el primer molariforme puede ser de sección circular, como es típico en las especies terciarias. En las especies pleistocenas, el eje mayor de este primer

molariforme está ubicado en sentido paralelo al eje longitudinal de la serie dentaria, adquiriendo un contorno subelíptico.

Se ha codificado este carácter como sigue:

0: de contorno circular.

1: elongado, con su eje mayor orientado en sentido anteroposterior.



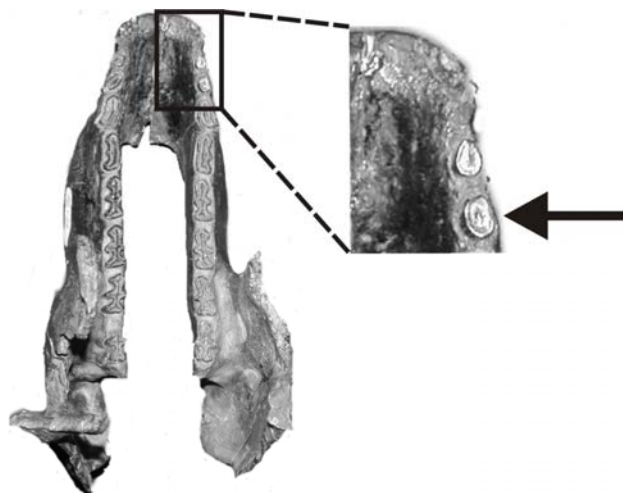
**22) Sección del m2:** el segundo molariforme inferior puede ser de sección simple, poco elongado en sentido anteroposterior y con los bordes anterior y posterior redondeados. Alternativamente, puede hallarse más elongado anteroposteriormente y poseer los bordes anterior y posterior aguzados. En los taxones pleistocenos es lobulado de un modo incipiente, particularmente del lado labial.

Se lo ha codificado de esta manera:

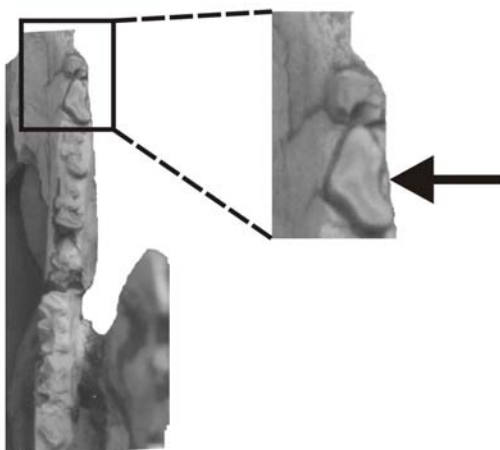
0: de contorno elíptico-circular, con los bordes anterior y posterior redondeados.

1: claramente elongado en sentido antero-posterior, con los bordes anterior y posterior aguzados.

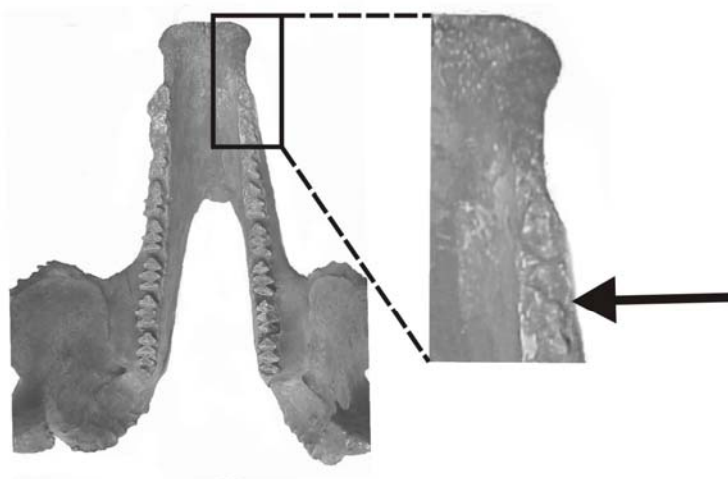
2: trilobulado del lado labial.



0: de contorno elíptico circular, con los bordes posterior y anterior redondeados



1: claramente elongado en sentido anteroposterior, con los bordes anterior y posterior aguzados



2: lobulado

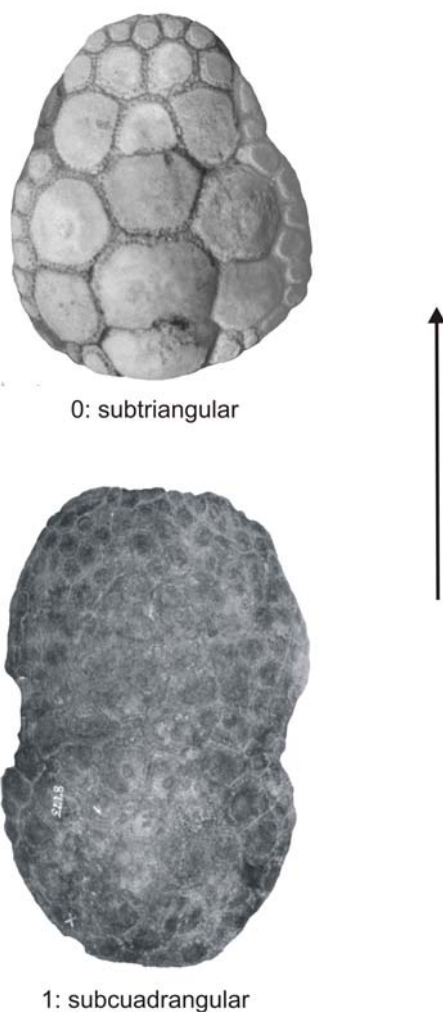
### c) Escudete cefálico

**23) Contorno del escudete:** el escudete cefálico puede tener su mitad anterior mucho menos expandida transversalmente que la posterior, adquiriendo un contorno subtriangular. Alternativamente, esta estructura puede poseer ambas mitades de diámetro aproximadamente igual, alcanzando una forma subcuadrangular.

La codificación es como sigue:

0: subtriangular.

1: subcuadrangular.



**24) Número de placas:** el número de placas que constituye el escudete cefálico en los Glyptodontidae es muy variable. En líneas generales se observa, desde los grupos más primitivos a los más modernos, un aumento en el número de placas que componen esta estructura: **a)** el número máximo de placas observado es de 30; **b)** un máximo de 45 placas; **c)** más de 80 placas.

La codificación es como sigue:



0: 11-30 placas.

1: 40-45 placas.

2: más de 80 placas.



0: 11 30 placas



1: 40 45 placas



2: mas de 80 placas

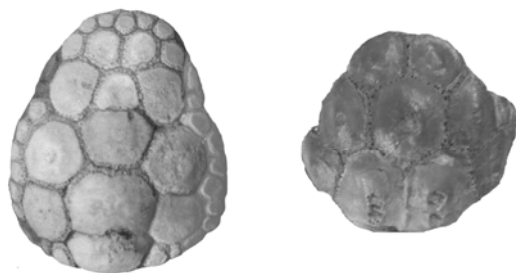
**25) Morfología de la superficie dorsal de las placas:** la morfología de la superficie expuesta de las placas que forman el escudete es diferente en los ejemplares aquí analizados. En los taxones terciarios, estas placas tienen su superficie dorsal muy convexa, con forámenes bien desarrollados. Con excepción del género *Propalaeohoplophorus*, en el resto de los taxones terciarios no existen figuritas periféricas. El otro patrón observado corresponde a placas de superficie dorsal plana y con una ornamentación muy similar a la de la coraza dorsal y con los forámenes muy poco desarrollados.

La codificación es como sigue:

0: placas de superficie dorsal convexa y gran desarrollo de los forámenes pilíferos, con o sin figuritas periféricas rodeando a la central.

1: placas de superficie dorsal convexa y muy rugosa, sin figuritas periféricas ni forámenes pilíferos.

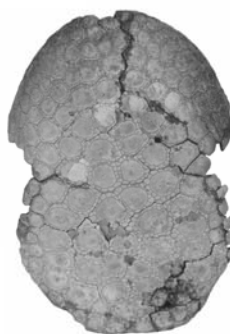
2: placas de superficie dorsal lisa y plana y escaso desarrollo de los forámenes pilíferos, siempre con una hilera de figuritas periféricas rodeando a la central.



0: placas de superficie dorsal convexa y gran desarrollo de los forámenes pilíferos con o sin figuritas periféricas



1: placas de superficie dorsal convexa y muy rugosa, casi sin vestigios de figuritas periféricas ni forámenes pilíferos



2: placas de superficie dorsal lisa y plana y escaso desarrollo de los forámenes pilíferos, siempre con una hilera de periféricas rodeando a la central

#### d) Coraza dorsal

**26) Localización de los forámenes en las placas de la coraza dorsal:** la ubicación de estos forámenes puede restringirse a los puntos de intersección de los que limitan las figuritas periféricas con la central, o bien estar distribuidos aleatoriamente a lo largo de toda la extensión de los surcos que delimitan la figura central y las periféricas.

La codificación es la siguiente:

0: restringidos a los puntos de intersección de las figuritas periféricas con la central

1: sin localización fija en los surcos

**27) Contorno dorsal:** en vista lateral, la coraza dorsal puede ser de perfil dorsal muy convexo. Alternativamente, la coraza es un poco más baja y alargada, mientras que en

*Neosclerocalyptus* es ya francamente baja, alargada, subcilíndrica y de perfil superior casi recto. En la especie de Brasil, *H. euphractus*, la forma de la coraza muestra numerosas analogías con la de *Panochthus*.

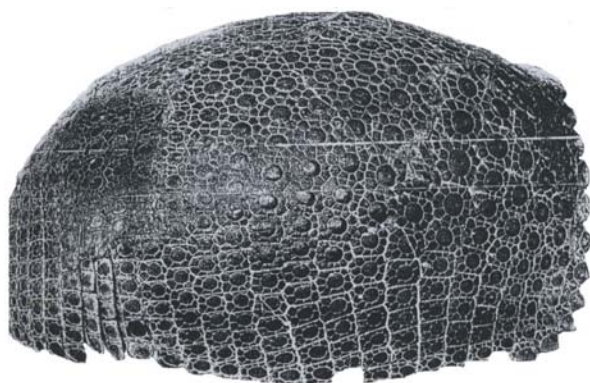
Se ha procedido a codificar este carácter como sigue:

0: corta y de perfil superior muy convexo.

1: más baja, alargada y de perfil superior convexo.

2: baja, alargada, de aspecto subcilíndrico, de perfil superior casi recto y con los extremos antero-laterales expandidos en “alas”.

3: corta y de perfil superior convexo, particularmente en el área comprendida entre ambas cinturas.



0: corta y de perfil superior muy convexo



1: mas baja, alargada y de perfil superior convexo



2: baja, alargada, de aspecto subcilindrico, de perfil superior casi recto y con los extremos antero laterales expandidos en "alas"



3: corta y de perfil superior convexo, particularmente en el area comprendida entre ambas cinturas

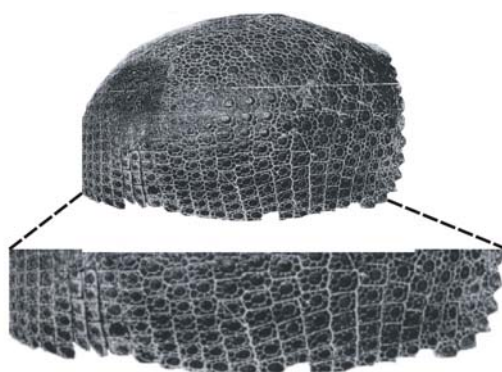
**28) Número de hileras transversales de placas en la región lateral de la coraza:** el número de hileras transversales de placas que componen la coraza está relacionado con el tamaño de ésta. En las formas de pequeño tamaño el número de hileras transversales de placas es bajo, con un máximo de 30. En las de tamaño medio, el número máximo es de 45, mientras que en las formas pleistocenas el número de hileras transversales aumenta a un máximo de 55.

La codificación es como sigue:

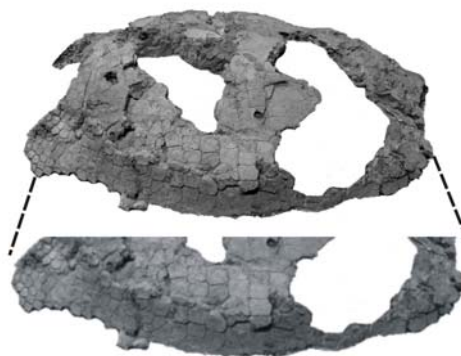
0: 25-30 hileras transversales

1: 39-45 hileras transversales.

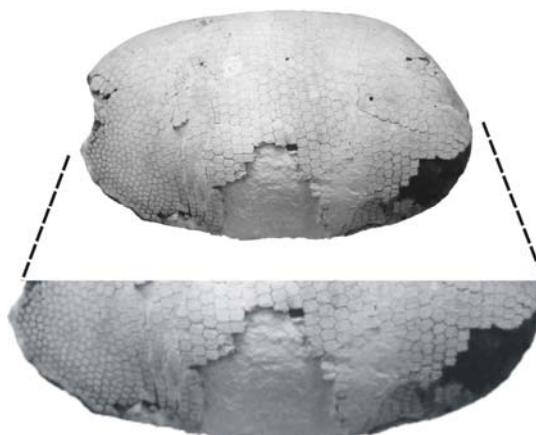
2: 50-55 hileras transversales.



0: 25-30 hileras transversales



1: 39-45 hileras transversales



2: 50-55 hileras transversales

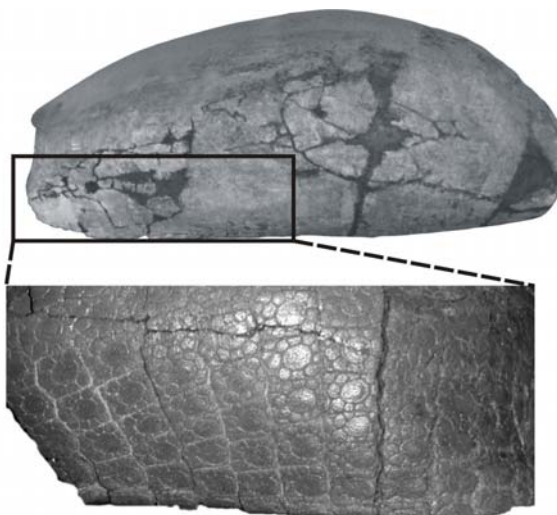


**29) Grado de desarrollo de las figuritas periféricas en las placas laterales:** las figuritas periféricas de las placas laterales de la coraza pueden ser de mayor superficie en el borde anterior que en el posterior. En las especies cuaternarias el tamaño de las figuritas periféricas alrededor de la central es simétrico en ambos bordes.

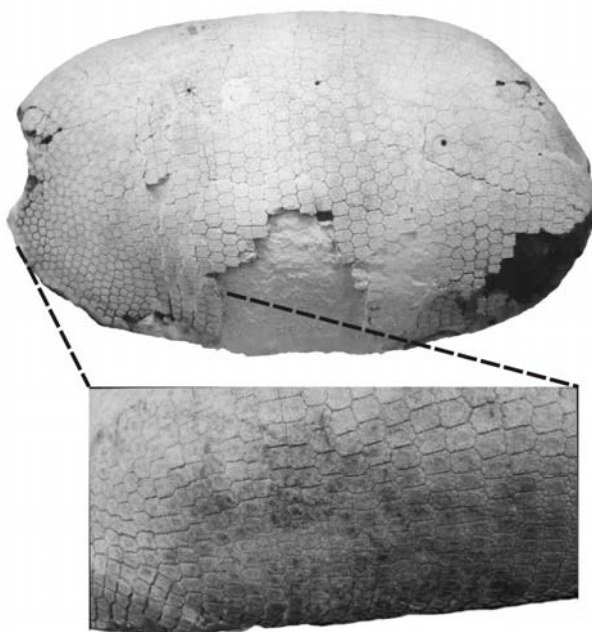
Este carácter se ha codificado como sigue:

0: con las figuritas periféricas anteriores más grandes que las posteriores.

1: con las figuritas periféricas anteriores y posteriores de igual tamaño.



0: con las figuritas perifericas anteriores mas grandes que las posteriores



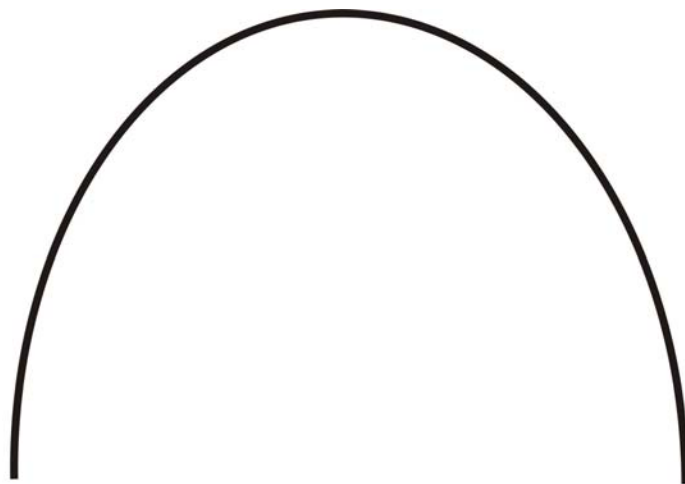
1: con las figuritas perifericas anteriores y posteriores de igual tamaño

**30) Región lateral de la escotadura cefálica:** la porción ventro-lateral adyacente a la escotadura cefálica puede ser recta, vertical y paralela al plano sagital de la coraza dorsal; o estar desplegada hacia fuera y adelante a modo de “aletas”.

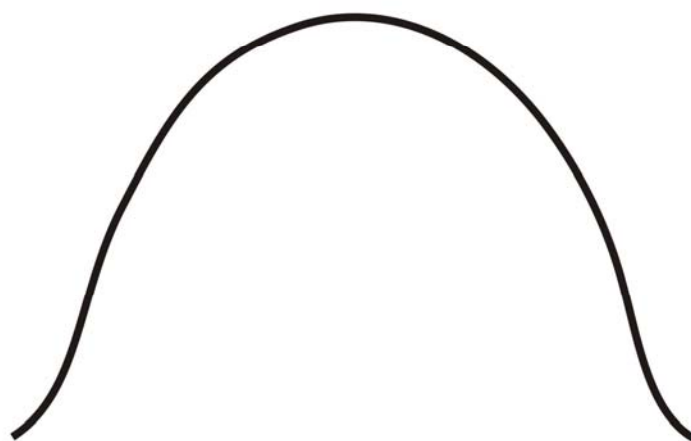
La codificación es la siguiente:

0: recta, vertical y paralela al plano sagital de la coraza dorsal.

1: con su parte más ventral dirigida hacia afuera y adelante a modo de “aletas”.



0: recta, vertical y paralela al plano sagital de la coraza dorsal.



1: con su parte más ventral dirigida hacia afuera y adelante a modo de “aletas”.

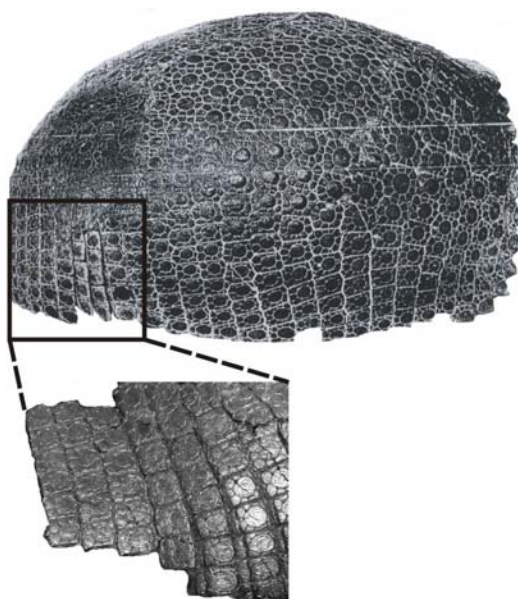


**31) Morfología de las placas de la región más antero-lateral de la coraza dorsal:** la las placas del sector más anterior y ventral de la coraza dorsal pueden ser de contorno subrectangular, con la presencia de una hilera de figuritas periféricas alrededor de la central, conservando el patrón morfológico básico de las restantes placas de los laterales de la coraza. Opcionalmente, esta área se diferencia más del resto de la coraza, estando compuesto por placas mayormente penta o hexagonales, casi sin vestigios de figuritas periféricas.

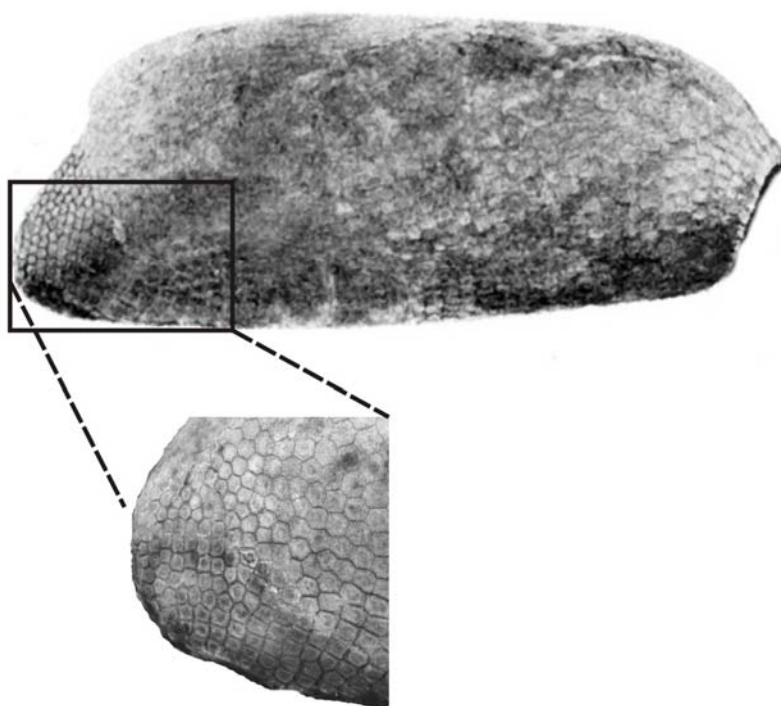
La codificación es la siguiente:

0: placas subrectangulares, con una hilera de figuritas periféricas alrededor de la figura central

1: placas penta o hexagonales, casi sin vestigios de figuritas periféricas.



0: placas subrectangulares, con una hilera de perifericas alrededor de la figura central



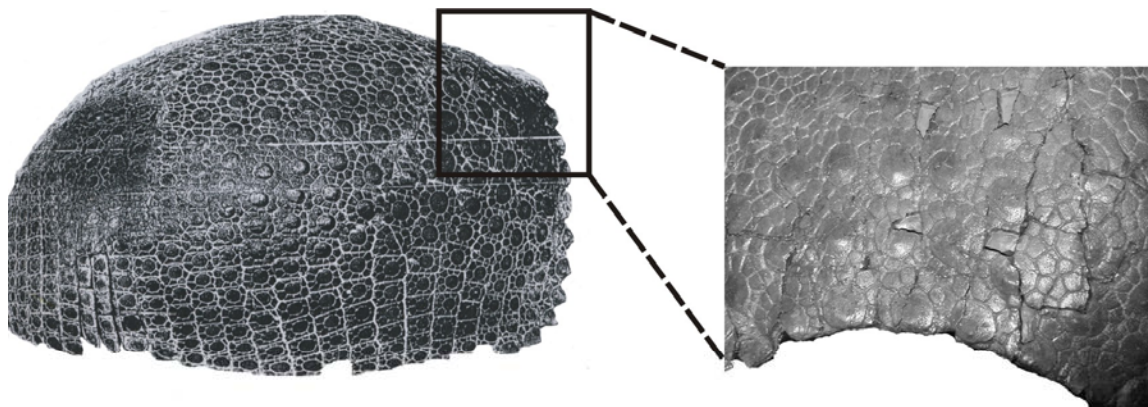
1: placas penta o hexagonales, casi sin vestigios de figuritas perifericas

**32) Placas de la región caudal de la coraza dorsal:** la superficie expuesta de la figura central de las placas adyacentes a la escotadura caudal exhiben dos tipos básicos: a) figura central de superficie dorsal plana o ligeramente cóncava; b) figura central de superficie dorsal con diferente grado de convexidad, muy marcado en el caso del *Propalaeophloporinae Cochlops*.

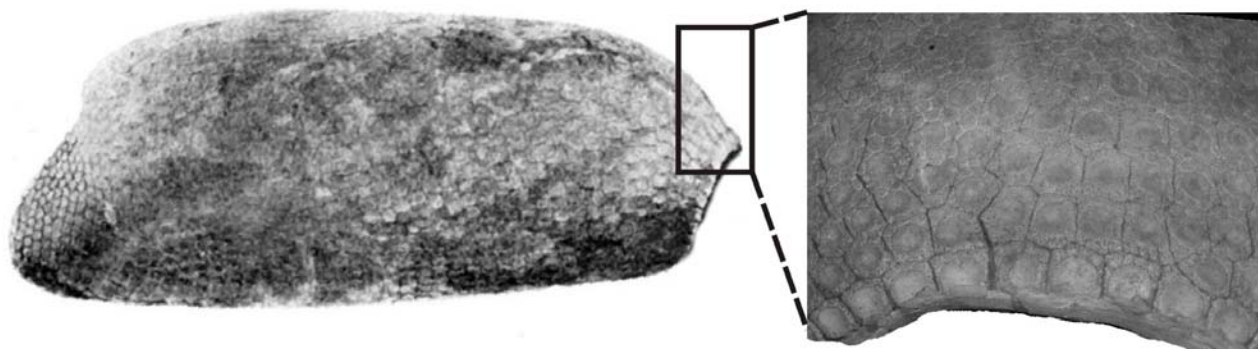
Este carácter fue codificado como se muestra:

0: placas con la figura central plana o apenas cóncava.

1: placas con la figura central convexa.



1: placas con la figura central convexa



0: placas con la figura central plana o apenas concava

#### e) Coraza caudal

**33) Estructura:** puede ser un corto tubo compuesto por un bajo número de hileras transversales de placas laxamente unidas entre sí, o bien estar conformado por un número mucho mayor de hileras transversales de placas fuertemente suturadas entre sí, con grandes figuras elípticas laterales.

La codificación es la siguiente:

0: tubo compuesto por cuatro o cinco hileras transversales de placas con suturas móviles y sin figuras laterales.

1: tubo cilíndrico-cónico algo aplastado en sentido distal, compuesto por placas anquilosadas entre sí y sin ningún tipo de movilidad, con 5-7 grandes figuras elípticas laterales.



0: tubo compuesto por cuatro o cinco hileras transversales de placas con suturas móviles y sin figuras laterales



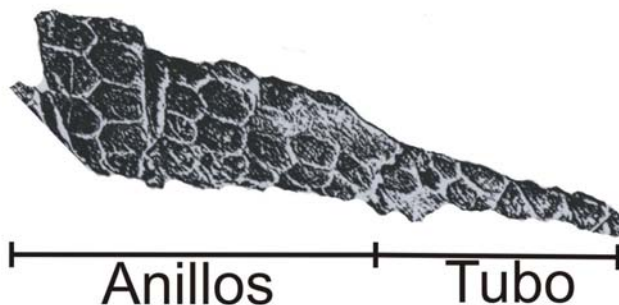
1: tubo compuesto por placas anquilosadas entre sí y sin ningún tipo de movilidad, con grandes figuras elípticas laterales

**34) Relación longitud tubo/anillos caudales:** la relación entre la sumatoria de la longitud de los anillos caudales y del tubo, sobre el plano sagital, puede ser: **a)** la sumatoria de la longitud antero-posterior de los anillos es mucho mayor a la del tubo, que es por otra parte sumamente corto; y **b)** la longitud del tubo es siempre mayor que la de los anillos.

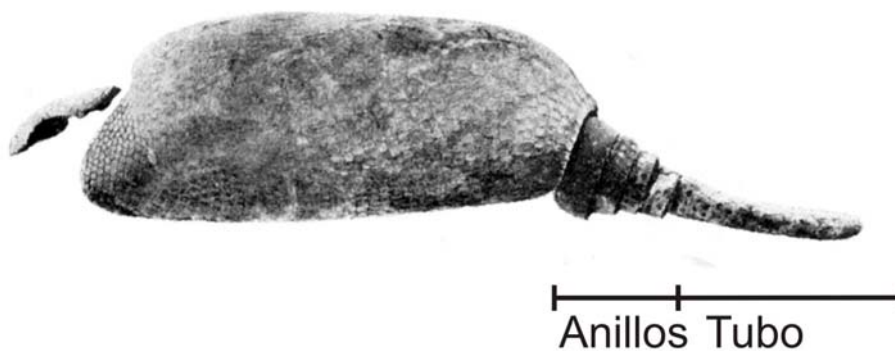
Se ha codificado este carácter como sigue:

0: sumatoria de los anillos caudales mayor que la longitud del tubo.

1: tubo caudal de mayor longitud que la sumatoria de los anillos.



0: sumatoria de los anillos caudales mayor que el tubo



1: tubo caudal de mayor longitud que los anillos

**35) Figuras laterales:** el tubo caudal puede presentar un número variable (1-7) de grandes figuras laterales elípticas, en todos los casos con su eje mayor orientado en sentido antero-posterior y que disminuyen de tamaño en sentido proximal. En los tubos de los Glyptodontidae Propalaeohoplophorinae estas figuras laterales están ausentes.

La codificación es como sigue:

0: ausente.

1: presente.



0: ausente



1: presente

**36) Número de figuras laterales:** el número de figuras laterales existentes en ambos laterales del tubo caudal resulta también variable. En los Glyptodontidae Hoplophorini, éstas pueden estar presentes en un rango de 5 a 7, mientras que en *Plohophorus figuratus* se reduce a dos como máximo.

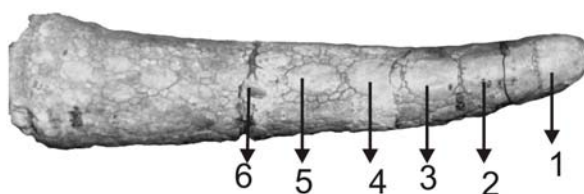
La codificación es la siguiente:

0: de cinco a siete.

1: una o dos.



1: 1 o 2



0: de 5 a 7 figuras laterales



**37) Longitud total del tubo caudal ocupada por las figuras laterales:** en aquellos casos en que los tubos caudales poseen figuras laterales, éstas pueden ocupar un porcentaje variable de la longitud total del tubo.

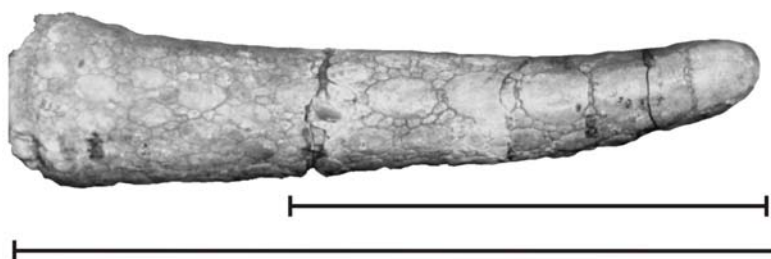
Este carácter se codifica como sigue:

0: menos del 50% de la longitud total del tubo.

1: más del 50% de la longitud total del tubo.



0: menos del 50% de la longitud total del tubo



1: 50% o mas de la longitud total del tubo

**38) Longitud total del tubo ocupada por las cuatro últimas figuras laterales (en sentido distal):** en aquellos taxones que poseen entre cinco y siete figuras laterales, la longitud ocupada por las últimas cuatro resulta variable: a) pueden extenderse hasta ocupar más del 50% de la longitud total del tubo caudal; b) no alcanzan a cubrir el 50% de la longitud del tubo.

La codificación es la siguiente:

0: menos del 40% de la longitud total.

1: 50 % o más de la longitud total del tubo.



0: menos del 40% de la longitud total



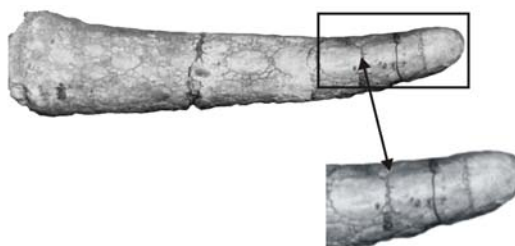
1: 50% o mas de la longitud total del tubo

**39) Límite entre la segunda y tercera figuras laterales:** el límite entre la segunda y tercera figuras laterales (en sentido disto-proximal) puede llevar una hilera de pequeñas figuritas periféricas, o bien estar éstas ausentes.

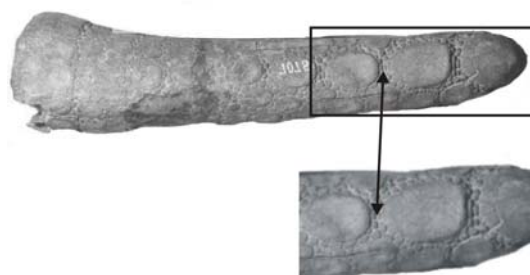
La codificación es la que se muestra a continuación:

0: sin figuritas periféricas

1: con figuritas periféricas



0: sin figuritas perifericas



1: con figuritas perifericas



**40) Diámetro del tubo caudal:** el contorno del tubo caudal puede ser casi completamente circular en toda o su extensión. De modo optativo el diámetro transversal en la mitad distal es mayor al dorso-ventral, adquiriendo un aspecto “aplastado”.

Se ha codificado este carácter como sigue:

0: tubo cilíndrico-cónico en toda su longitud

1: tubo con su mitad distal con mayor diámetro transversal que dorso-ventral.



0: tubo cilíndrico conico



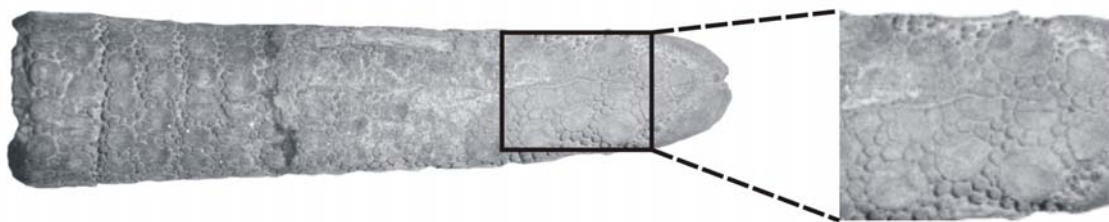
1: tubo con su mitad distal con mayor diametro transversal que dorso ventral

**41) Ornamentación del tubo caudal:** a nivel de las caras dorsal y ventral del tubo caudal, cada placa puede presentar la superficie expuesta de la figura central y de las periféricas plana o ligeramente cóncava. O bien puede ocurrir que las figuras centrales y las periféricas muestren una superficie dorsal convexa.

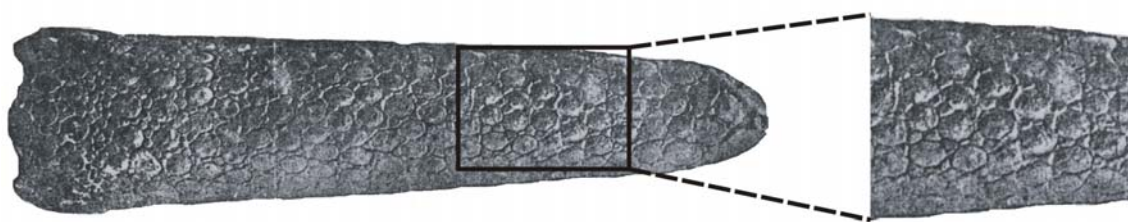
La codificación es la siguiente:

0: figura central y figuritas periféricas de superficie dorsal plana o ligeramente cóncava

1: figura central y figuritas periféricas de superficie dorsal convexa.



0: figura central y perifericas de superficie dorsal plana o ligeramente concava



1: figura central y perifericas de superficie dorsal convexa

**42) Número de figuritas periféricas rodeando a la figura central a nivel de la mitad distal del tubo:** en la cara dorsal del tubo caudal, se aprecia que el número de figuritas periféricas existentes alrededor de cada figura central resulta muy variable.

El carácter se codifica como:

0: 4-8 figuritas periféricas alrededor de cada figura central

1: 10-14 figuritas periféricas alrededor de cada figura central



0: de 4 a 8 figuritas alrededor de cada figura central



1: de 10 a 14 figuritas alrededor de cada figura central

**43) Grado de desarrollo de las figuritas periféricas alrededor de la figura central:**

aquí es posible observar dos patrones diferentes: a) por un lado, existe un desarrollo simétrico de las periféricas que rodean la figura central, o bien, b) estas figuritas periféricas están más desarrolladas en los bordes proximal y distal que en los laterales.

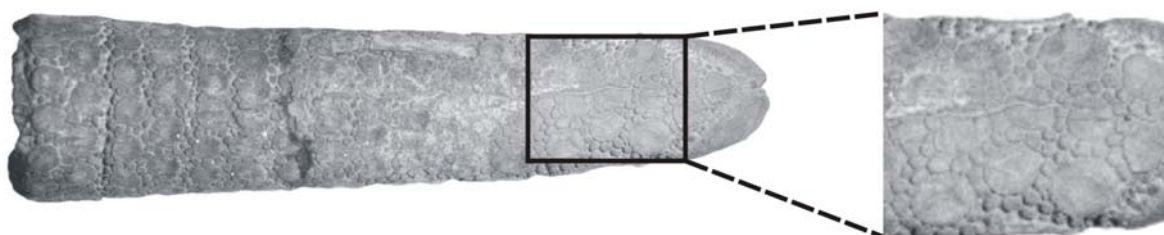
La codificación es la siguiente:

0: desarrollo simétrico de las figuritas periféricas alrededor de la figura central.

1: desarrollo asimétrico de las figuritas periféricas alrededor de la figura central.



1: desarrollo asimétrico de las figuritas periféricas alrededor de la central



0: desarrollo simétrico de las figuritas periféricas alrededor de la central

**44) Número de figuras centrales en la cara dorsal del tubo caudal:** el número de figuras centrales en la cara dorsal es variable. Así, se distinguen dos grandes agrupaciones.

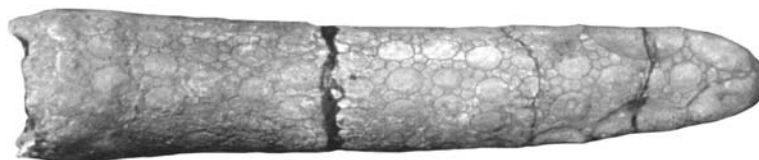
La codificación es la siguiente:

0: más de 90.

1: entre 50 y 60.



0: mas de 90



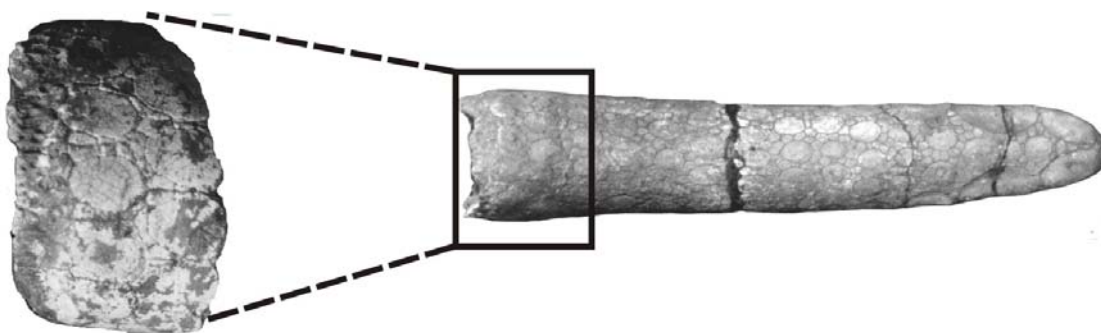
1: entre 50 y 60

**45) Contorno de las figuras centrales del último anillo caudal:** el contorno de las figuras centrales del último anillo caudal (aquel asociado al tubo) puede ser subelíptico, con su eje mayor orientado en sentido longitudinal, o bien de morfología subcircular, con sus ejes transverso y anteroposterior de igual diámetro.

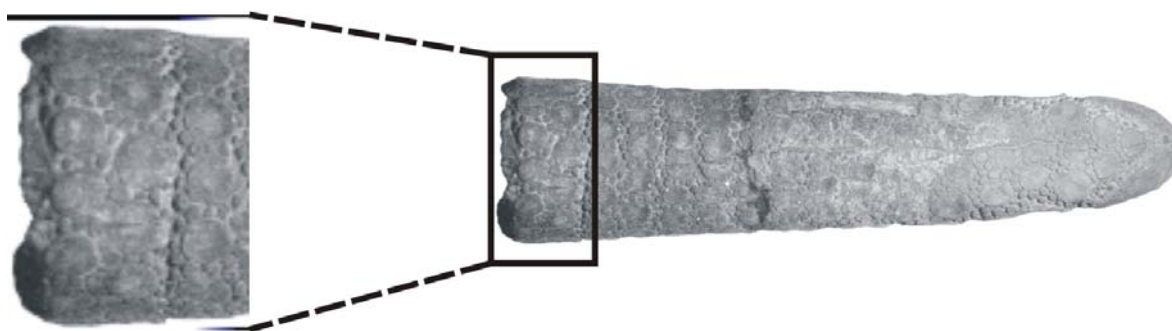
La codificación de este carácter es:

0: subelíptico en sentido anteroposterior.

1: subcircular.



0: subcliptico en sentido anteroposterior



1: subcircular

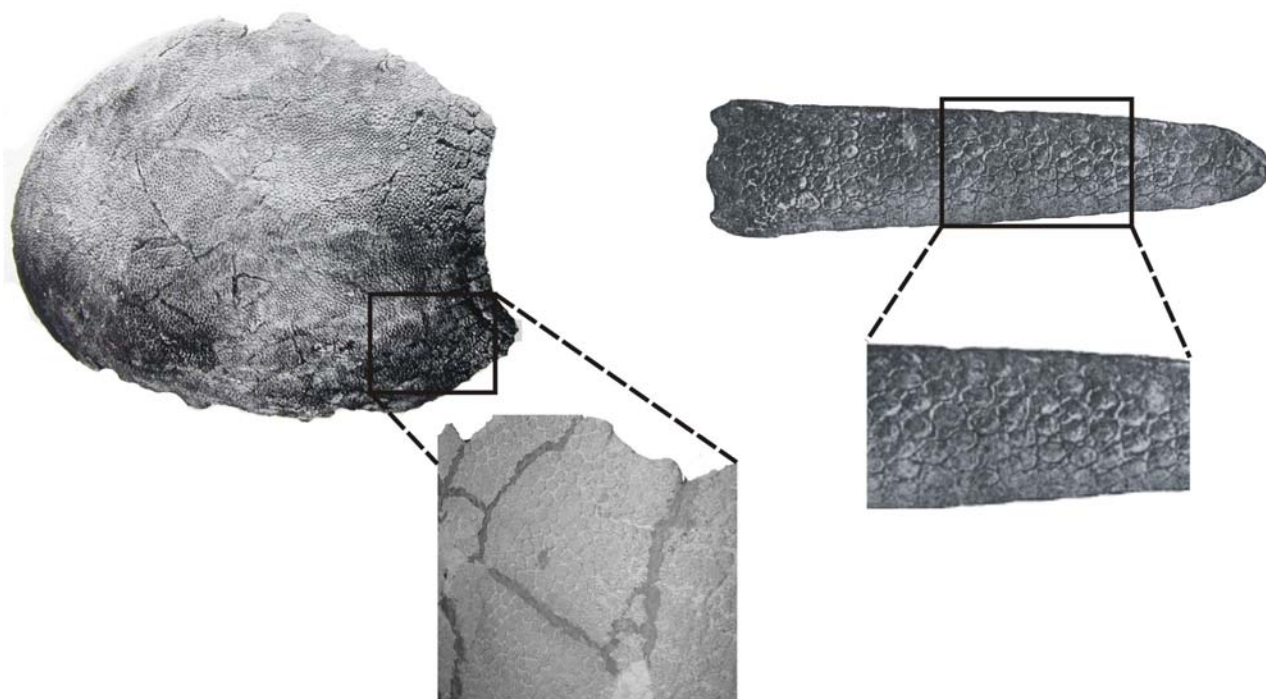
**46) Ornamentación del tubo caudal vs. ornamentación de la coraza dorsal:** el patrón de ornamentación de ambas estructuras puede resultar similar: en esos casos, cada placa está compuesta por una figura central rodeada de una hilera de periféricas, mostrando una típica configuración en roseta. Adicionalmente, puede suceder que la ornamentación de estas dos estructuras sea diferente.

La codificación es la siguiente:

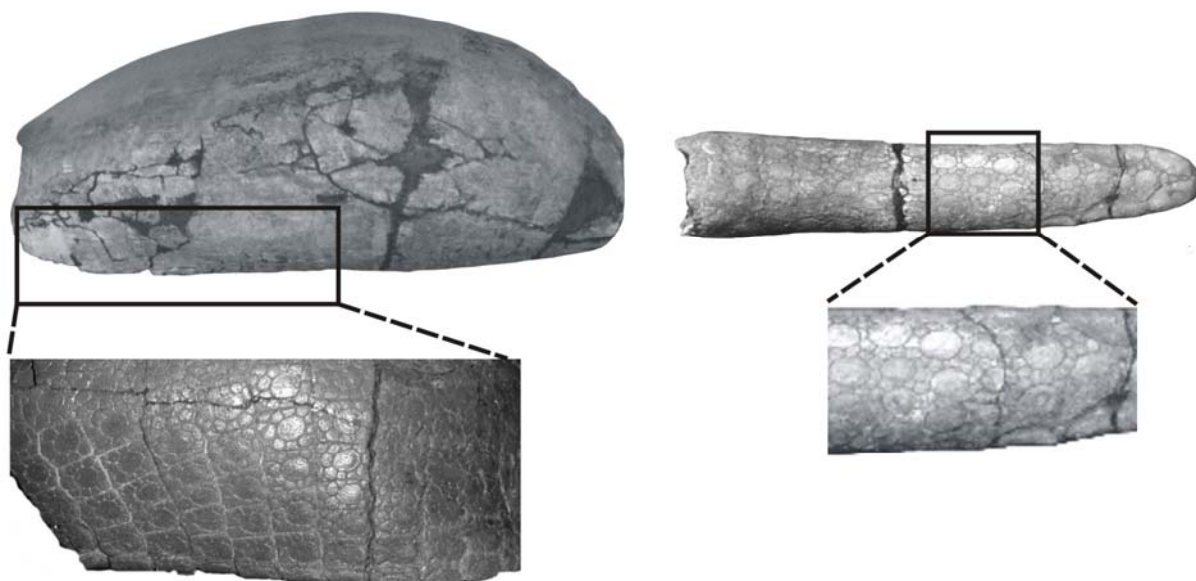
0: ambas estructuras con ornamentación diferente.

1: ambas estructuras con ornamentación similar.





0: ambas con ornamentacion diferente



1: ambas estructuras con ornamentacion similar

### 4.3. DESCRIPCIÓN DEL ANÁLISIS

Para el presente análisis se han utilizado 47 caracteres morfológicos, extraídos del estudio de los materiales tipo y del mejor material disponible de cada especie aceptado como válida. También se ha procedido a consultar las descripciones correspondientes a los mejores ejemplares. Entre ellos cabe destacar los estudios de Scott (1903-1905) sobre los Propalaeohoplophorinae; Cabrera (1929, 1944) (*Eosclerocalyptus tapinocephalus* y *E. proximus*); Winge (1915); Paula Couto (1957) (*Hoplophorus euphractus*); Ameghino (1889), Lydekker (1894); Burmeister (1864-1870); Zurita (2002) y Zurita *et al.* (2005) (*Neosclerocalyptus*).

De estos 47 caracteres, 19 corresponden al cráneo (14 osteológicos y 5 dentales), 5 a la mandíbula (2 osteológicos y 3 dentales), 3 al escudete cefálico, 7 a la coraza dorsal y 13 a la coraza caudal (anillos caudales y tubo). Todos los caracteres fueron tratados como desordenados (ver De Queiroz, 1985), y a todos se les asignó el mismo peso (1.0), siguiendo la postura de Siebert (1992) en tanto “....la ponderación diferencial de los caracteres es una forma de incorporar al análisis modelos evolutivos que representan asunciones que lo alejan de sus bases empíricas” (Arnedo, 1999: 68). Por otro lado, cada vez se corrobora de modo más confiable que la homoplasia no necesariamente carece de estructura jerárquica. Incluso, ciertos autores han sostenido que los casos de convergencia no sean tan aleatorios como tradicionalmente se supuso (Ochoterena y Sosa, 2005).

Aquellos estados de carácter que no se preservaron fueron codificados como “?”. La matriz (47 caracteres por 12 taxones) fue construida a través del programa *Nexus Data Editor*, versión 0.5.0 (R.D.M Page, 2001). En todos los análisis efectuados fue excluido el taxón *Eonaucum colloncuranum*; el principal motivo fue la gran cantidad de datos faltantes, situación que genera una importante disminución en el grado de resolución y exactitud del análisis (ver Wiens, 2003). En este sentido, numerosos estudios han puesto de relieve que el incremento en el número de caracteres está directamente vinculado a un aumento en las posibilidades de reconstruir una filogenia confiable (Hillis, *et al.*, 1994), aunque ciertas simulaciones parecen sugerir que la presencia de taxones con pocos caracteres puede influir débilmente en las relaciones filogenéticas entre los taxones mejor caracterizados (Wiens, 2003).

Los análisis fueron efectuados con el programa TNT (*Tree Analysis Using Parsimony*) (Goloboff *et al.*, 2004) a través de la opción “implicit enumeration, dado el

relativo bajo número de terminales analizados. Con el objeto de calcular el soporte de cada clado se aplicó la opción “*symmetric resampling*”, realizando 1000 pseudorréplicas de la matriz. Con respecto a las opciones “*Bootstrap*” y “*Jackknife*”, este comando (“*symmetric resampling*”) es ventajoso en tanto no se encuentra distorsionado por los caracteres no informativos, el peso ni el costo de los mismos (Goloboff *et al.*, 2003; 2004).

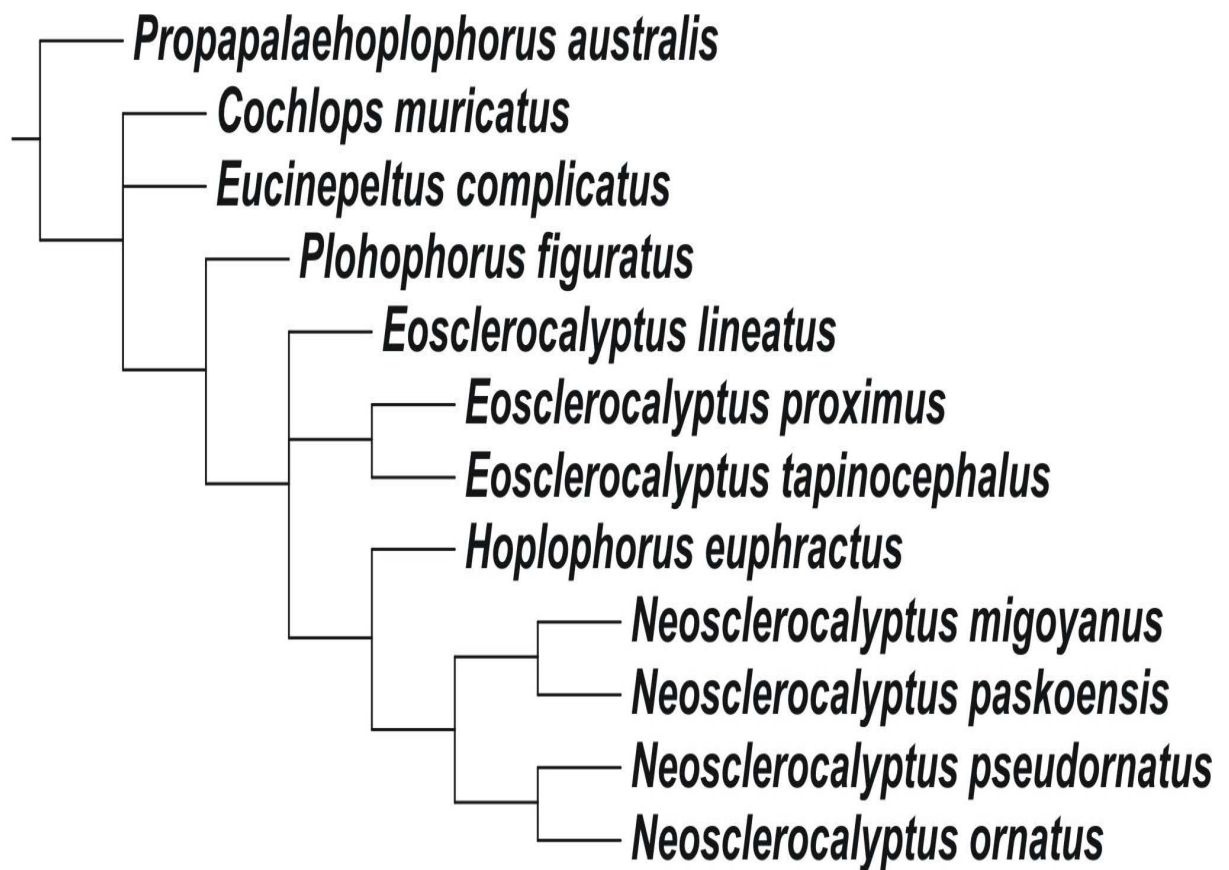
El cladograma obtenido fue enraizado siguiendo la metodología inicialmente propuesta por Farris (1982) (*Parsimonious outgroup*). La distribución de los caracteres homólogos en conjuntos restringidos (caracteres apomórficos) se determinó por medio del criterio de comparación con el grupo externo (Watrous y Wheeler, 1981).

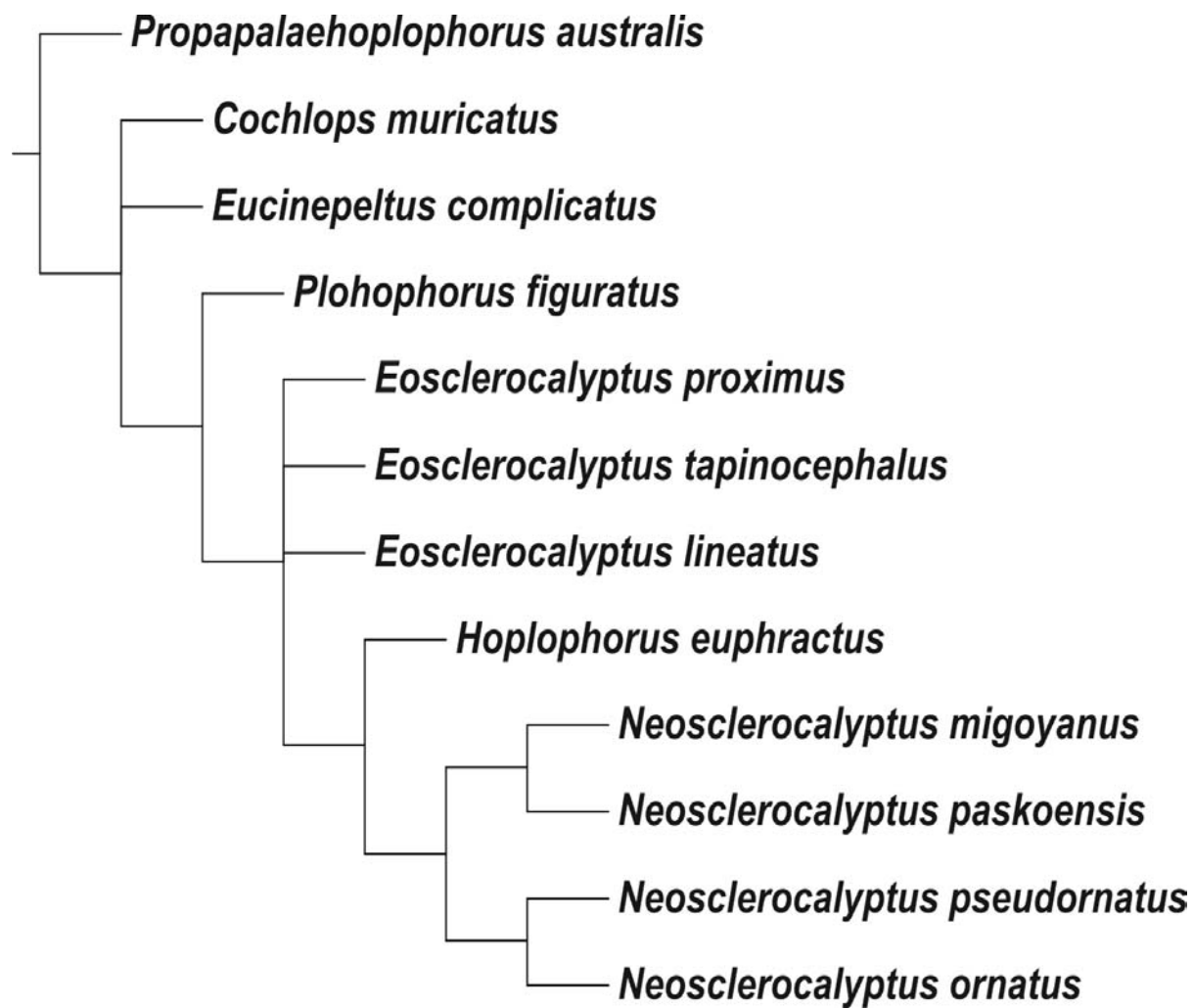
Con el objeto de poner a prueba la monofilia de los Hoplophorinae Hoplophorini, se utilizó como grupo externo los taxones de Propalaehoplophorinae *Cochlops muricatus*, *Eucinipeltus complicatus* y *Propalaehoplophorus australis* (este último como grupo externo funcional) (ver Nixon y Carpenter, 1993; Nixon y Ochoterena, 2001). La elección de las distintas especies de Propalaehoplophorinae como grupo externo estuvo fundamentado en la posición basal que ocupan estos taxones en el clado Glyptodontidae en los análisis cladísticos efectuados por Fariña (1993); Fernícola *et al.* (2002) y Fernícola (2005). A su vez, *Propalaehoplophorus australis* actuó como grupo externo “funcional” dado que constituye uno de los Propalaehoplophorinae mejor caracterizado morfológicamente (ver Scott, 1903-1905). Otro taxón incluido en el grupo externo fue el Plohophorini *Plohophorus figuratus*, del “Montehermosense” (Mioceno tardío-Plioceno temprano) de las provincias de Buenos Aires (ver Ameghino, 1887). En los análisis cladísticos efectuados por Fernícola *et al.*, (2002) *Plohophorus* aparece como el grupo hermano del clado compuesto por *Neosclerocalyptus* + *Panochthus*.



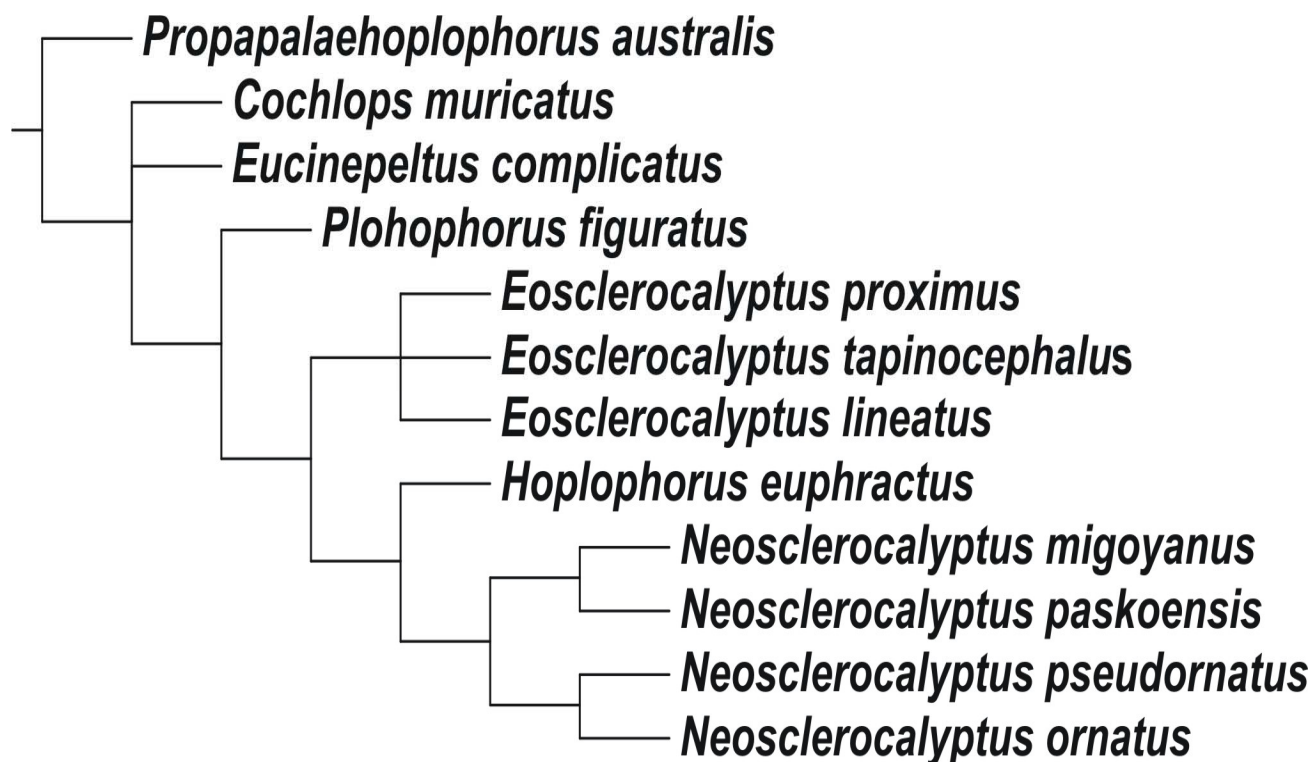
#### 4.4. RESULTADOS OBTENIDOS Y DISCUSIÓN

El análisis realizado incluyendo todos los taxones (excepto *Eonaucum colloncuranum*) arrojó como resultado dos árboles igualmente parsimoniosos (L= 57) y uno subóptimo (L= 58), todos similares en su estructura interna. En todos, los Glyptodontidae Hoplophorini se muestran como un grupo monofilético. La diferencia entre ellos radica en las relaciones existente entre las especies del clado *Eosclerocalyptus* (*E. tapinocephalus*, *E. proximus* y *E. lineatus*) y de éstas con los demás Hoplophorini. En el primero (CI= 0.96; RI= 0.97) *E. lineatus* aparece como el grupo hermano de los restantes Glyptodontidae Hoplophorini, en tanto que la monofilia del clado *Eosclerocalyptus tapinocephalus* + *E. proximus* queda definido por una sinapomorfia: figuras centrales del último anillo caudal de contorno subcircular (45 [1]). En el segundo árbol obtenido (CI= 0.94; RI= 0.96) el clado *Eosclerocalyptus* queda colapsado. Por último, en el tercer árbol (CI= 95; RI= 0.97) *Eosclerocalyptus* queda definido por una sinapomorfia (figuras centrales del último anillo caudal de contorno subcircular (45 [1])), y queda como el grupo hermano del clado compuesto por los taxones pleistocenos de Hoplophorini (*Hoplophorus euphractus*+*Neosclerocalyptus* spp.), pero permanecen sin resolver las relaciones internas entre las especies del género.

**Arbol 1****L= 57****RI= 0.97****CI= 0.96**

**Arbol 2****L= 58****RI= 0.96****CI= 0.94**

### Arbol 3



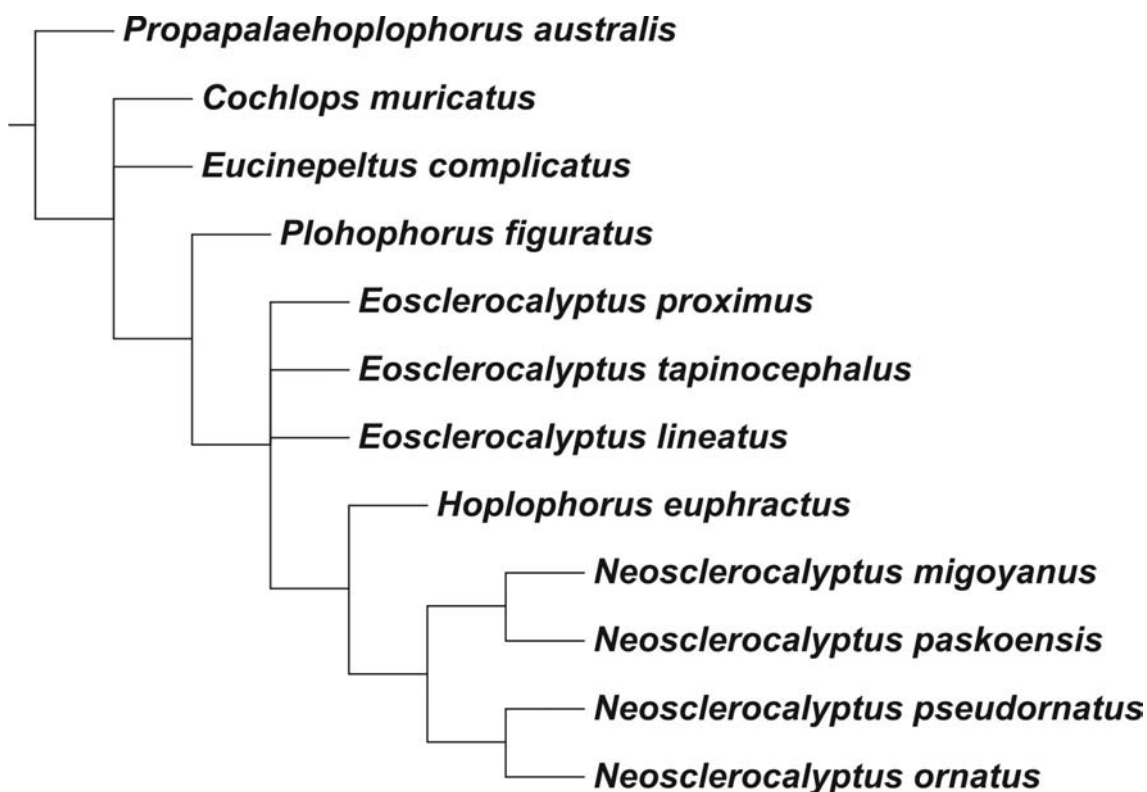
**L= 57**

**RI= 0.97**

**CI= 0.96**

Computando un árbol de consenso estricto, el clado *Eosclerocalyptus* se colapsa, aunque el resto de la topología del árbol se mantiene constante. Esta falta de resolución tiene su origen claramente en el alto número de datos faltantes que se observa para *E. lineatus*, conocido y caracterizado a partir de la coraza dorsal y de un fragmento posterior de paladar. En este sentido, es de resaltar que en algunos casos número de caracteres está directamente vinculado a un aumento en las posibilidades de reconstruir una filogenia confiable (ver Hillis, *et al.*, 1994).

## Arbol de consenso estricto



**L= 58**

**CI= 0.93**

**RI= 0.95**

Excluyendo al Hoplophorini *Eosclerocalyptus lineatus*, el análisis efectuado dio como resultado un único árbol de L= 57, CI= 0.96 y RI= 0.97, excluyendo los caracteres no informativos (17, 19, 21, 22, 26, 36, 37, 41, 42, 43, 44). El análisis sugiere que los Glyptodontidae Hoplophorini pueden ser considerados como un grupo monofilético, ya que la monofilia está soportada por la presencia de seis sinapomorfías y un valor de “*symmetric resampling*” de 98: borde póstero-inferior del arco cigomático con tubérculo (8 [1]); contorno del borde labial del tercer lóbulo de los molariformes trilobulados simplemente convexo, sin escotadura (16 [1]); placas de la región más antero-lateral de la coraza dorsal placas penta o hexagonales, casi sin vestigios de figuritas periféricas (31[1]); placas de la región caudal de la coraza dorsal con la figura

central plana o apenas cóncava (32 [0]); tubo caudal con su mitad distal con mayor diámetro transversal que dorso-ventral (40 [1]); tubo caudal y coraza dorsal con ornamentación similar, compuesta por una figura central rodeada de una hilera de figuritas periféricas (46 [1]).

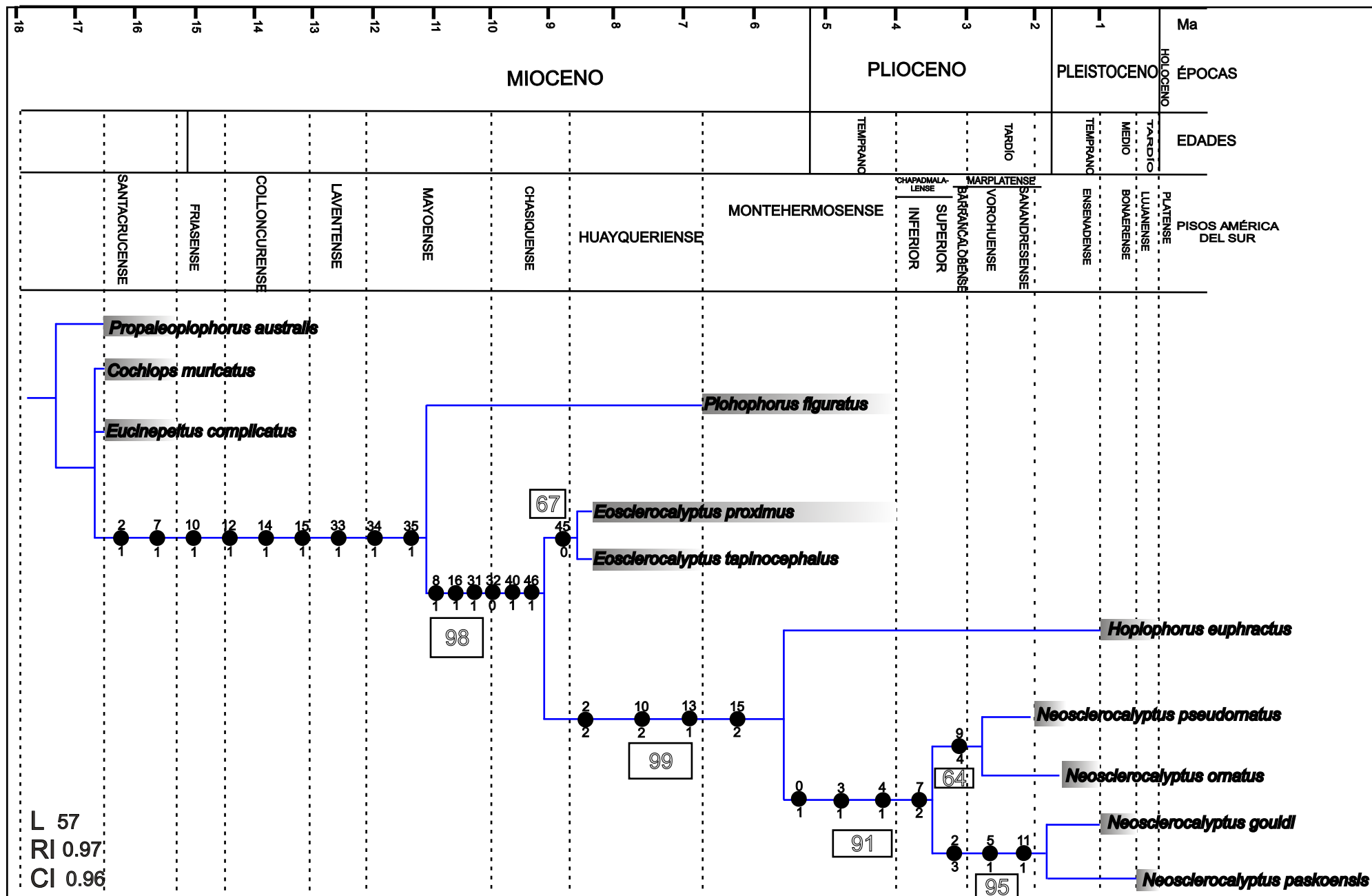
Por otro lado, el nodo 3 (*Eosclerocalyptus proximus* + *E. tapinocephalus*) está sustentado por una sinapomorfía y un valor de “*symmetric resampling*” de 67: figuras centrales del último anillo caudal de contorno subcircular (45 [1]).

El nodo 4, compuesto por las especies pleistocenas de Hoplophorini (*Hoplophorus euphractus* + *Neosclerocalyptus pseudornatus* + *N. ornatus* + *N. gouldi* + *N. paskoensis*), está soportado por cuatro sinapomorfías: diámetro transversal del área ubicada por delante de la porción yugal del proceso descendente sobre la longitud total del cráneo longitud total del cráneo igual a 0.51-0.57 (2 [2]); proyección del plano del foramen infraorbitario coincidente con el M3 (10 [2]); sección del M1 elongado, con su eje mayor orientado paralelamente respecto al eje anteroposterior de la serie dentaria (13 [1]); molariformes M6-M8 con desarrollo bilateral simétrico, y la pared anterior del primero plano o ligeramente convexo (15 [2]). El valor de “*symmetric resampling*” es de 99.

El clado formado por las especies del género *Neosclerocalyptus* (nodo 5) (*N. pseudornatus*, *N. ornatus*, *N. gouldi* y *N. paskoensis*) se encuentra mantenida por un valor de “*symmetric resampling*” de 91 y cuatro sinapomorfías: senos fronto-nasales claramente neumatizados, con presencia de tejido trabecular (0 [1]); área de contacto naso-fronto-maxilar con una evidente hendidura de sección en “V” (3 [1]); contorno del área ubicada por delante de las escotaduras orbitarias semicircular (4 [1]); supraoccipital inclinado, en relación al plano basilar, entre 40° y 50° (7 [2]).

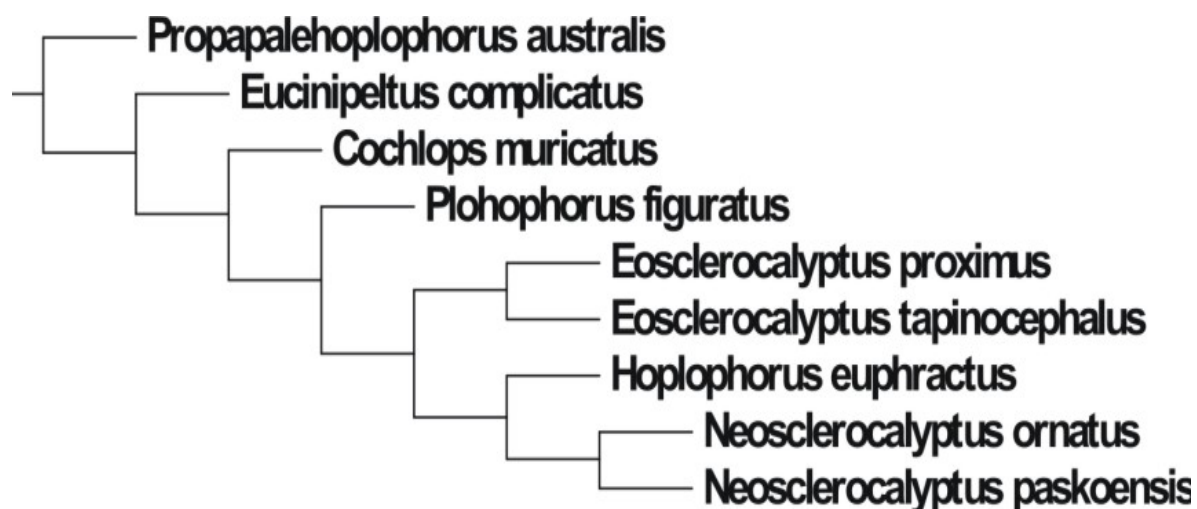
El nodo 6, formado por las dos especies ensenadenses de *Neosclerocalyptus* (*N. pseudornatus* + *N. ornatus*), lleva un valor de “*symmetric resampling*” de 64, en tanto que la monofilia está sugerida por una sinapomorfía: extremo antero-superior de los nasales a nivel de la mitad superior de la altura de la porción alveolar de los maxilares (9 [4]). Finalmente, las especies lujanenses de *Neosclerocalyptus* (*N. gouldi* y *N. paskoensis*) forman un clado (nodo 7) sustentado en tres sinapomorfías: el diámetro transversal del área ubicada por delante de la porción yugal del proceso descendente representa entre el 61% y el 67% de la longitud total del cráneo (2 [3]); área occipito-parietal con una concavidad media (5 [1]); diámetro sagital/ diámetro transversal del foramen *magnum* entre 0.90-1.2 (11 [1]). El valor de “*symmetric resampling*” de 95.

Relaciones filogenéticas y registro estratigráfico de los Glyptodontidae Hoplophorini. Las divergencias de las especies hermanas están indicadas esquemáticamente y no implica un conocimiento exacto del tiempo de cladogénesis. Los números en rectángulos indican los valores de “*symmetric resampling*” para cada nodo.





Por último, excluyendo los taxones *E. lineatus*, *N. pseudornatus* y *N. gouldi*, se obtiene un único árbol (L= 56; CI= 0.96; RI: 0.97), cuya topología no difiere del anterior (en el cual se incluían las formas pleistocenas *N. pseudornatus* y *N. gouldi*), dado que la organización de los clados es la misma, así como las sinapomorfías que los sustentan. De este modo, los clados (*H. euphractus* + *N. ornatus* + *N. paskoensis*) y (*N. ornatus* + *N. paskoensis*) sigue estando soportado por las mismas sinapomorfías.



**L= 56**

**CI= 0.96**

**RI= 0.97**

# MATRIZ

Made with [NEXUS Data Editor](#)

Taxa	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	
<i>Propapalaehoplophorus australis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	-	-	-	-	0	-	-	-	-	?	0
<i>Cochlops muricatus</i>	0	0	?	0	0	0	0	0	0	?	0	?	0	0	0	0	0	0	?	?	0	?	?	0	?	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	-	-	-	-	?	-	-	-	-	?	0
<i>Eucinepeltus complicatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	0	?	?	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	-	-	-	-	?	-	-	-	-	?	0	
<i>Plohophorus figuratus</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	3	1	0	1	0	1	1	0	1	0	?	1	?	3	?	?	1	1	0	?	1	?	0	1	1	1	1	1	1	1	-	-	0	1	0	1	0	1	0
<i>Eosclerocalyptus proximus</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	1	2	1	0	1	0	1	1	1	-	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1
<i>Eosclerocalyptus tapinocephalus</i>	0	0	1	0	0	0	1	?	1	2	1	?	1	0	1	1	1	-	?	?	1	?	?	?	?	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	
<i>Eosclerocalyptus lineatus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	-	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	1	0	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Neosclerocalyptus pseudornarus</i>	1	1	2	1	1	0	0	2	1	4	2	0	2	1	2	2	1	-	1	1	2	?	2	1	2	2	0	2	2	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	
<i>Neosclerocalyptus ornatus</i>	1	1	2	1	1	0	0	2	1	4	2	0	2	1	2	2	1	-	1	1	2	1	2	1	2	2	0	2	2	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	
<i>Neosclerocalyptus gouldi</i> n. sp.	1	2	3	1	1	1	2	2	1	1	2	1	2	1	2	2	1	-	1	1	2	1	2	1	2	2	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Neosclerocalyptus paskoensis</i>	1	2	3	1	1	1	2	2	1	1	2	1	2	1	2	2	1	-	1	1	2	1	2	1	2	2	0	2	2	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	
<i>Hoplophorus euphractus</i>	0	0	2	0	0	0	2	1	?	1	2	0	?	1	?	2	1	-	?	?	?	?	?	?	?	?	0	3	2	1	?	?	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	

## 5. BIOGEOGRAFÍA DE LOS HOPLOPHORINAE HOPLOPHORINI

### 5.1. DISCUSIÓN

La historia biogeográfica de los Glyptodontidae Hoplophorini parece restringirse al cono sur de América del Sur, abarcando un área que, con seguridad, se extiende latitudinalmente desde aproximadamente los 38°S hasta los 20°S y longitudinalmente desde los 43°O hasta los 66°O (Mapa 1). Cronológicamente, el primer registro certero de una especie de Hoplophorinae Hoplophorini corresponde a *Eosclerocalyptus tapinocephalus*, de Edad Huayqueriense (Mioceno tardío; *ca.* 8.4-6.9 Ma) (ver Cabrera, 1939) (Cuadro 2). Esto contrasta con la historia biogeográfica de los Glyptodontidae Glyptodontinae, que tendrían su primer registro en el “Araucanense” (*Glyptodontidium tubifer*) y que durante el Pleistoceno se distribuyen por toda América del Sur, desde Argentina hasta Venezuela (Marshall *et al.*, 1984; Tonni y Scillato-Yané, 1997). Además, esta última es la única subfamilia que tomó parte del Gran Intercambio Biótico Americano, diferenciando en América del Norte el género *Glyptotherium* Osborn, que se extendió hasta casi los 35° N (Gillette y Ray, 1981).

Como se ha mencionado, el registro más antiguo de un Hoplophorini correspondía, antes de esta contribución, a *Eonaucum colloncuranum*, proveniente de los sectores central y oeste de las provincias de Río Negro y Neuquén, Argentina, y de antigüedad Colloncurese (*ca.* 15.6 a 15.8 Ma; Scillato-Yané y Carlini, 1998). Las notables afinidades morfológicas observadas entre los Glyptodontidae Propalaehoplophorinae más derivados y *E. colloncuranum* (particularmente a nivel de los molariformes y placas de la coraza dorsal) sugieren, de acuerdo a Scillato-Yané y Carlini (1998a), un probable origen de los Hoplophorini a partir de estos avanzados Propalaehoplophorinae. Sin embargo, el análisis de estos materiales en el marco de esta contribución demuestra que los caracteres diagnósticos de *E. colloncuranum* son compartidos por los Propalaehoplophorinae. Es por ello que tentativamente, y aunque no existen caracteres que lo invaliden como un Hoplophorini, este taxón es considerado como un Glyptodontidae *incertae sedis*.

Desde una perspectiva climático-ambiental, el lapso comprendido desde el Mioceno medio (Santacrucense) hasta el Pleistoceno más tardío (Lujanense) estuvo caracterizada por una progresiva disminución de las temperaturas medias marinas (Zachos *et al.*, 2001).

En un contexto biogeográfico, el “Friasense” (Friasense *s.s.*, Colloncureense y Mayoense) establece el comienzo del ciclo Panaraucaniano (15-3.2 Ma; “Friasense”-Chapadmalalense) (Pascual y Bondesio, 1982; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990; Pascual *et al.*, 1996), momento en el que la orogenia andina estimuló el comienzo de un proceso de atemperación y aridización progresiva en Patagonia (Pascual *et al.*, 1984 a y b; Tonni y Carlini, en prensa). Consecuentemente, se observa un reemplazo de los taxones adaptados a ambientes húmedos así como la progresiva disminución de la gran mayoría de los taxones típicos del Santacrucense, mayormente relacionados a climas húmedos subtropicales y más uniformes (e.g. Vermilingua; Dasypodidae Stegotheriini; Primates Plathirriini; ver Bondesio *et al.*, 1980b; Scillato-Yané, 1986; Ortiz Jaureguizar *et al.*, 1993; Vizcaíno, 1994; Tonni y Carlini, en prensa). Por otro lado, mamíferos pastadores, carnívoros y Tardigrada cursoriales (Megatheriidae y Mylodontinae; ver Bondesio *et al.*, 1978; Mc Donald, 1987) aumentan su número, volviéndose más comunes (Pascual *et al.*, 1996). Un estudio llevado a cabo por Scillato-Yané *et al.* (1993) sobre los cambios en la diversidad de los Xenarthra durante el lapso Friasense *s.s.* y Mayoense, muestra un giro de las condiciones ambientales orientadas a una progresiva aridización y disminución de las temperaturas medias, compatibles con ambientes abiertos de praderas (ver Tonni y Carlini, en prensa). Así, la radiación que sufren los Notoungulata Toxodontidae parece indicar también una mayor diversidad de ambientes (Bondesio *et al.*, 1980b).

El “Friasense” marca el comienzo de un paulatino desplazamiento hacia el norte de las condiciones ambientales húmedas y cálidas previamente establecidas en la Patagonia, de tal modo que las posteriores formaciones geológicas portadoras de mamíferos se concentraron al norte del Escudo Nordpatagónico” (Pascual, 1984 a y b; Pascual *et al.*, 1985 y 2002). Coincidentemente, la distribución de *Eonaucum colloncureanum* se restringe al sector noroccidental de la Patagonia.

Durante este ciclo, en el sector mesopotámico y en el norte de la Patagonia los sedimentos parecen haberse depositado en planicies de inundación, mientras que el área central de la Argentina tuvo una sedimentación eólica y el noroeste por depósitos aluviales de altura (Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990).

En líneas generales, los Tardigrada muestran una importante diferenciación taxonómica y ecológica con respecto a las formas santacrucenses. Entre los Cingulata esta diferenciación está mucho menos marcada, en tanto los tipos “pansantacrucinos”

persisten hasta el Mayoense, produciéndose este recambio recién en el Chasiquense (Scillato-Yané, *et al.*, 1993; Scillato-Yané, y Carlini, 1998a).

Durante el Chasiquense (*ca.* 10-8.7 Ma) ya desaparecen, entre los Dasypodidae, todos los Eutatini y casi todos los Euphractini pansantacrucianos, así como los Glyptodontidae Propalaehoplophorinae (Scillato-Yané *et al.*, 1993). Los registros de Glyptodontidae se limitan al sur del actual territorio de la región Pampeana, siendo los Hoplophorinae Palaehoplophorini los más diversificados (Scillato-Yané *et al.*, 1993). En este contexto, los Hoplophorini resultan muy escasos, ya que están restringidos a sólo dos placas aisladas (Bondesio *et al.*, 1980a). Sin embargo, en las colecciones del Museo de La Plata se hallaron fragmentos de una coraza dorsal correspondiente a la región adyacente a la escotadura caudal y zonas laterales (**MLP 55-IV-28-51**). Estas placas presentan cierta afinidad morfológica con *Eosclerocalyptus* (e.g. mayor desarrollo de las figuritas periféricas anteriores que las posteriores en la región lateral; ver Zurita, en prensa (a)), pero lo escaso y fragmentario del material impide su asignación genérica precisa.

Durante el lapso Huayqueriense (momento en el que los Hoplophorinae tienen su acmé; Carlini y Scillato-Yané, 1999) y Montehermosense (Mioceno tardío-Plioceno temprano; *ca.* 8.4-3.9 Ma), los Glyptodontidae sufren una importante radiación y diversificación taxonómica, probablemente estimulado por el predominio de ambientes abiertos de llanuras (“Edad de las planicies australes” de Pascual y Bondesio, 1982). Coincidentemente con ello, la evidencia paleontológica sugiere el comienzo de la diferenciación de las actuales áreas biogeográficas (Pascual y Odreman Rivas, 1973; Pascual y Bondesio, 1982). En este sentido, para el Huayqueriense, la mitad septentrional del actual territorio argentino estuvo dividida en dos grandes áreas biogeográficas ubicadas de manera casi paralela longitudinalmente entre sí: una de ellas paralela y al Este de la cordillera de los Andes, y la otra sobre lo que debió ser una extensa cuenca de drenaje a lo largo del río pre-Paraná.

En este lapso, los Hoplophorini están representados por un solo género, *Eosclerocalyptus* (=Hoplophractus=*Eosclerophorus*) que incluye tres especies, que en conjunto abarcaron un área que va desde los 26° S hasta los 38° S, y longitudinalmente desde los 66° O hasta los 61° O (Mapa 2).

*Eosclerocalyptus tapinocephalus* está limitado al Huayqueriense (8.4-6.9 Ma) del sector central de la actual región Pampeana, caracterizada por un claro predominio de ambientes abiertos y la ausencia de taxones pansantacrucianos, aún presentes en el

Chasiquense (Mioceno tardío): Peltephilinae, Homalodotheriidae e Interatheriidae (ver Scillato-Yané, 1977b y c; Bondesio *et al.*, 1980a; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990). Dentro de los Glyptodontidae, los Palaehoplophorini son muy escasos (*Aspidocalyptus castroi*) y en cambio resultan más comunes los Plohophorini (ver Cabrera, 1939).

A su vez, *Eosclerocalyptus proximus* es un taxón propio del “Araucanense” (Mioceno tardío-Plioceno temprano) y endémico del Noroeste de Argentina. Esta región estuvo determinada por la presencia de notables peculiaridades biogeográficas y de condiciones climáticas probablemente semejantes a las existentes hoy en el Dominio Chaqueño (ver Cabrera y Willink, 1973), esto es, áreas abiertas y parcialmente arboladas, caracterizadas por una marcada estacionalidad (ver Menéndez, 1962; Volkheimer, 1971; Pascual y Odreman Rivas, 1971; Scillato-Yané, 1975, 1977b y c; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990; Latorre *et al.*, 1997). La sedimentación de ambas unidades (Formación Andalhuala y Formación Corral Quemado) coincide temporalmente con una etapa muy dinámica en lo referido a la tectónica de la región (Strecker *et al.*, 1989; Pascual *et al.*, 1996). Esta situación podría haber jugado un importante papel en el parcial aislamiento de la fauna y en el establecimiento de condiciones ambientales muy particulares. El conjunto de Glyptodontidae se caracteriza por el registro del primer representante de los Glyptodontinae (*Glyptodontidium tuberifer*), que posteriormente sufren una gran dispersión y diversificación durante el Pleistoceno alcanzando tallas gigantescas (Scillato-Yané *et al.*, 1995; Carlini y Scillato-Yané, 1999). Taxonómicamente predominan los Plohophorini (*Phlyctaenopyga* Cabrera y *Stromaphorus* Castellanos). También se encuentran Doedicurinae (*Eleutherocercus*), Neuryurini (*Urotherium*), Lomaphorini (*Lomaphorops* Castellanos, *Peiranoa* Castellanos y *Trachychalyptus* Ameghino) (ver Castellanos, 1946, 1948 a y b; Cabrera, 1944; Marshall y Patterson, 1981; Powell, 1998)

La fauna del “Mesopotamiense” (Mioceno tardío-Plioceno temprano), depósito correspondiente al “Conglomerado Osífero” de la Formación Ituzaingó, parece corresponderse con un ambiente con notables diferencias biogeográficas con el actual territorio de la región Pampeana y el Noroeste de Argentina (Scillato-Yané, 1976; Pascual y Bondesio, 1982; Cione *et al.*, 2000), con un clima húmedo y ambientes forestados. Resulta allí muy peculiar la existencia de taxones que, en principio, aparecen antes que en la región Pampeana (e.g. *Macroeuphractus retusus* del Montehermosense) con otros que persisten cuando ya no registran más al Sur, como *Octomyodon*, *Eomegatherium* y *Protypotherium*, también presentes en el Chasiquense (Cione *et al.*,

2000; Carlini *et al.*, 2000). A su vez, la gran frecuencia de Tardigrada Mylodontinae y Megatheriinae podría estar indicando una heterogeneidad de ambientes (Carlini *et al.*, 2000), propios de un área de transición. Desde una perspectiva biogeográfica es altamente probable que la región haya actuado como vía de conexión entre la región Pampeana y ámbitos más septentrionales (Cozzuol, 1993; Carlini *et al.*, 2000). En este marco, los hallazgos de Glyptodontidae Hoplophorini son muy escasos, situación que se prolonga durante el Pleistoceno (Carlini *et al.*, 2004; Zurita *et al.*, 2005). Existe una sola especie, “*Sclerocalyptus*” *verus*, reconocida y descripta por Ameghino (1895) a partir de una sola placa de la coraza dorsal. Sin embargo la ausencia de caracteres diagnósticos vuelve la validez de este taxón sumamente incierta. El “Mesopotamiense” estuvo caracterizado por un marcado predominio de los Glyptodontidae Palaehoplophorini, con los géneros *Palaehoplophorus*, *Chlamyphractus* Castellanos y *Protoglyptodon* Ameghino (Castellanos, 1940; Ameghino, 1885; Cione *et al.*, 2000). También están presentes los Plohophorini: *Parahoplophorus* Castellanos y *Plohophorus* Ameghino y los Doedicurinae: *Eleutherocercus* Koken y *Comaphorus* Ameghino. De igual modo, se registran por primera vez los Neuryurini: *Pseudoeuryurus* Ameghino (Ameghino, 1889) y *Urotherium* Castellanos (Castellanos, 1926).

El último registro del género *Eosclerocalyptus* corresponde a *Eosclerocalyptus lineatus*, proveniente de la Formación Monte Hermoso (Montehermosense; ca. 6.8-3.9 Ma) en la localidad de Farola Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires (Zurita y Tomassini, 2006) (Cuadro 2).

En líneas generales, la región pampeana parece haber estado más vinculada faunísticamente durante el Huayqueriense y Montehermosense con el “Araucanense” que con el “Mesopotamiense” (Bondesio *et al.*, 1980a).

La fauna de Glyptodontidae del Chasicuense de la región Pampeana parece haber estado relacionada a aquella exhumada del “Mesopotamiense”. En cambio, los Glyptodontidae huayquerienses y montehermosenses son similares a los del “Araucanense” (Bondesio *et al.*, 1980a). Ejemplos de ello son los Xenarthra *Octomyodon*, *Kraglievichia*, *Proeuphractus* y *Chasicotatus*, comunes a ambos. También pequeños Nothrotheriinae (*Neohapalops*) en el “Mesopotamiense”, Glyptodontidae Palaehoplophorini muy abundantes y la notable escasez de Scelidotheriinae (Cione *et al.*, 2000).

Análisis de isótopos de oxígeno en Foraminífera indican que durante el Plioceno temprano se registraron las temperaturas más altas de los últimos cinco millones de años

(Bobe Quinteros *et al.*, 2004), y que a partir de los 3.5 millones de años atrás comienza una tendencia claramente orientada hacia temperaturas más bajas (Shackleton, 1995). Sorprendentemente, el Chapadmalalense y Marplatense (Plioceno tardío; *ca.* 3.9-1.8 Ma) se caracterizan por la escasez en los registros de Hoplophorini (ver Scillato-Yané *et al.*, 1995; Carlini y Scillato-Yané, 1999). Sólo se han hallado algunas placas aisladas en los subpisos Barrancalobense (Plioceno tardío; *ca.* 3.2-2.9 Ma) y Vorohuense (*ca.* 2.9-2.4 Ma.) (Cuadro 2). Estos materiales fueron inicialmente interpretados como probablemente correspondientes a una nueva especie del género *Hoplophractus* (ver Scillato-Yané *et al.*, 1995; Carlini y Scillato-Yané, 1999) y a una nueva especie del género *Neosclerocalyptus* (ver Carlini y Scillato-Yané, 1999). Sin embargo, la escasez del material junto con la falta de los elementos diagnósticos, sólo justifican su clasificación como un Glyptodontidae Hoplophorini indet., aunque, de acuerdo a lo que se puede observar de la diversidad vs. Pisos/Edades, es probable que nuevas especies puedan estar presentes en este tiempo.

Desde una perspectiva biogeográfica, el Chapadmalalense marca el fin de la “Edad de las planicies australes” (Pascual y Bondesio, 1982), muy relacionada geológicamente con la fase Diaguita (Pascual *et al.*, 1996) de la orogenia andina. Coincidentemente con esto, alrededor de los 3.2 a 2.7 Ma (Vorohuense) se ha identificado un período frío en el hemisferio sur (Tonni *et al.*, 1992), en tanto que el primer importante evento frío de carácter global ha sido datado en alrededor de 2.5 Ma, cercano al límite de los Chrons Gauss y Matuyama (Bonadonna y Alberdi, 1987; Verzi y Quintana, 2005). En consecuencia, los cambios faunísticos ocurridos en el límite Chapadmalalense-Barrancolobense (*ca.* 3.2 Ma) podrían haber tenido un fuerte componente climático (Tonni *et al.*, 1992).

Este progresivo deterioro climático-ambiental observado desde la parte más superior del Sanandresense (Plioceno tardío; *ca.* 2.5-1.8 Ma), y que continúa durante el Pleistoceno y el Holoceno temprano (ver Tonni y Fidalgo, 1979; Williams *et al.*, 1988; Cione y Tonni, 1995, 1999, 2001; Tonni *et al.*, 1999; 2003; Bobe Quinteros *et al.*, 2004; Verzi y Quintana, 2005) habría propiciado el desarrollo de los típicos ambientes abiertos de pastizales del Pleistoceno, de gran extensión latitudinal y muy homogéneos, situación que permitió la gran extensión latitudinal de muchos taxones de megamamíferos (Tonni y Scillato-Yané, 1997). Por otro lado, una serie de estudios multivariados comparativos entre la paleofauna de la región Pampeana y aquella del sector oriental de África, sugiere que el período de cambio faunístico más importante desde una perspectiva ecológica



ocurrió en el lapso Marplatense-Ensenadense (*ca.* 3.2-1.8 Ma), situación que coincide con el desarrollo más marcado de ambientes abiertos y áridos (Bobe Quinteros *et al.*, 2004).

Con respecto a la fauna de Glyptodontidae, el comienzo del Pleistoceno (*ca.* 1.8 Ma) marca la total desaparición de los taxones panaraucanianos (Plohophorini y Palaehoplophorini) (Scillato-Yané, 1986) y la aparición de las formas de mayor tamaño conocidas (*Panochthus intermedius* Lydekker; Scillato-Yané y Carlini, 1998b), con amplias extensiones latitudinales (ver Marshall *et al.*, 1984). Se produce en este tiempo el ingreso masivo de taxones holárticos, los cuales conforman gran parte de la biomasa y diversidad de la fauna pleistocena. (Tonni *et al.*, 1992; Cione y Tonni, 2001). La evidencia sugiere que durante gran parte del Pleistoceno (Bonaerense-Lujanense) la biodiversidad de mamíferos fue mucho mayor que la actual, puesto que la gran mayoría de los modernos mamíferos ya coexistían con aquellos estrictamente pleistocenos (Cione *et al.*, 2003). De hecho, después del comienzo del Holoceno se produce la gran extinción de la mayoría de la “megafauna”.

En este contexto temporal *Neosclerocalyptus* es un género de Glyptodontidae típicamente pampeano, restringido a los actuales territorios de Argentina, Bolivia, Paraguay y Uruguay (Zurita *et al.*, 2005) (Mapas 3 y 4); estuvo seguramente adaptado a ambientes fríos y áridos (Tonni y Fidalgo, 1978), ya que sus registros son muy escasos en áreas que durante la mayor parte del Pleistoceno (Mesopotamia argentina, sector occidental de Uruguay y sur de Brasil) poseyeron climas más húmedos y cálidos (Kraglievich, 1932; Noriega *et al.*, 2004).

Latitudinalmente, el registro más septentrional del género corresponde a la localidad de Las Lajitas, provincia de Salta (24°42'S) (ver Zurita *et al.*, 2002); las especies del género se extiende en Argentina desde los 26°41'S (Avia Terai, Chaco) hasta los 38°44'S (Bahía Blanca), en tanto que longitudinalmente se extiende desde los 57°33'O (Mar del Plata) hasta los 65°02'O (Merlo, San Luis; ver Chiesa *et al.*, 2000; 2005). Las cuatro especies reconocidas y consideradas como válidas se hallan bien caracterizadas morfológica y estratigráficamente y no se observan casos de simpatria. Fuera de Argentina, los registros más septentrionales provienen de las localidades de Ñuapua (20° 52' S; 63° 04' O; ver Hoffstetter, 1968) y Santa Cruz de la Sierra (18° S; 64° O; ver Ameghino, 1889), Bolivia.

El Ensenadense (*ca.* 1.8-0.5 Ma) estuvo caracterizado en el extremo sur de América del Sur por un claro predominio de climas fríos y áridos o semiáridos con

breves pulsos más húmedos y cálidos (Tonni y Cione, 1994; Tonni *et al.*, 1999; Cione y Tonni, 2001; Soibelzon, 2004). Durante todo el Pleistoceno, el Ensenadense parece haber sido el lapso con mayor proporción de especies de mamíferos adaptados a ambientes abiertos y áridos (Bobe Quinteros *et al.*, 2004). Un rasgo distintivo de este período es el gran tamaño que alcanzaron algunos de los taxones, superiores a los observados en el Pleistoceno medio-Holoceno temprano (e.g. *Panochthus intermedius*, *Glyptodon munizi*, *Toxodon ensenadensis*) (Cione *et al.*, 2003).

La especie más antigua de *Neosclerocalyptus* es *N. pseudornatus*, cuyo biocrón está limitado entre los 1.7-0.98 Ma (Zurita *et al.*, 2005) (Cuadro 2). Hasta el momento, su distribución geográfica está circunscripta desde los 34° 31' S (Ciudad de Buenos Aires) hasta los 38° S (Mar del Plata), esto es el centro-este de Argentina (Mapa 3). Esta restringida distribución geográfica podría estar sesgada por la escasez de afloramientos de esta antigüedad en el actual territorio de la Argentina (ver C. Ameghino y Kraglievich, 1923).

La evidencia paleoclimática indica un predominio de condiciones climáticas frías y áridas, intercalada con algunos breves períodos húmedos, en alrededor de 1.0 Ma (Tonni *et al.*, 1999). Por otro lado, la posible simpatria de taxones con requerimientos ecológicos diferentes y que actualmente tienen una distribución alopátrida, podría ser interpretada en función de la presencia de ambientes heterogéneos en ese lapso (Tonni *et al.*, 1998).

*Neosclerocalyptus ornatus* es una especie restringida al lapso final del Ensenadense (0.98-0.5 Ma) (Cuadro 2). Su distribución geográfica es más amplia que la de *N. pseudornatus*, y abarca el centro y centro-este de la Argentina (provincias de Buenos Aires y Santa Fe), desde los 32° 53' S (Granadero Baigorria, Santa Fe) hasta los 38° S (Mar del Plata, Buenos Aires) (Mapa 3). Así, de los mismos niveles de donde proceden dos ejemplares de *N. ornatus* en la localidad de Mar del Plata, un conjunto de mamíferos (*Lestodelphys halli*, *Tympanoctomys barrerae*, *Thinocoridae*) sugiere la prolongación de las condiciones climáticas frías y áridas establecidas durante el Sanandrense-Ensenadense (Tonni *et al.*, 1998). Esto podría correlacionarse con un evento de frío global ocurrido en el lapso 0.80-0.50 Ma (Tonni *et al.*, 1998). En este sentido, Verzi *et al.* (2002) han observado la presencia del Octodóntido *Tympanoctomys cordubensis* (Ameghino, 1889) en el actual territorio de la provincia de Córdoba (cerca de la ciudad capital) y en la provincia de Buenos Aires, en sedimentos fechados en 0.90-0.78 Ma. *Tympanoctomys* es actualmente el roedor más adaptado a condiciones xéricas

en América del Sur (Ojeda *et al.*, 1999), y su presencia demuestra la existencia de un clima árido y frío durante ese lapso.

La única especie del Bonaerense (*ca.* 0.5-0.13 Ma), *Neosclerocalyptus gouldi*, se caracteriza por el aumento y la neumatización de los senos fronto-nasales. Como en el caso de *N. pseudornatus*, la limitada distribución geográfica de este taxón podría deberse a la relativa escasez de afloramientos bonaerenses, circunscriptos mayormente al sector oriental de la provincia de Buenos Aires (ver Cione y Tonni, 1999) (Mapa 4).

El Bonaerense parece haber sido un lapso predominantemente árido o semiárido y frío (Cione y Tonni, 2001), con breves períodos más húmedos y cálidos (Tonni y Cione, 1994). Esta interpretación se ve respaldada por evidencia sedimentológica y paleofaunística, ya que en la parte más superior de la Formación Ensenada existe un claro predominio de la sedimentación loésica, que indica un giro hacia condiciones más áridas y frías (Tonni *et al.*, 1999; Nabel *et al.*, 2000); asimismo, se presentan taxones claramente adaptados a este tipo de ambientes (e.g. *Lestodelphis halli*, *Microcavia*, *Ctenomys*, *Tolypeutes* y *Zaedyus*; ver Nabel *et al.*, 2000).

*Neosclerocalyptus paskoensis* es la única especie de Hoplophorini lujanense hallada en el actual territorio de la Argentina (Cuadro 2). Muestra, a diferencia de las otras especies pleistocenas, una amplia distribución geográfica, tanto en latitud como en longitud, ya que se extiende desde los 26°41'S (Avia Terai, Chaco) hasta los 38°44'S (Bahía Blanca, Buenos Aires), y desde los 57°33'O (Mar del Plata, Buenos Aires) hasta los 65°16'O (Tafí Viejo, Tucumán) (Mapa 4).

La evidencia disponible hasta la actualidad demuestra que el Lujanense (0.13-0.008 Ma) representó un período definido por la predominancia de climas fríos y áridos y semiáridos (Deschamps y Tonni, 1992; Iriondo y García, 1993; Clapperton, 1993; Zanchetta *et al.*, 1995; Tonni y Scillato-Yané, 1997; Tonni *et al.*, 1999; Cione y Tonni, 2001; Prado *et al.*, 2001) con temperaturas medias marcadamente más bajas que las actualmente registradas en la región Pampeana (Prado *et al.*, 1987) y alternando con breves pulsos algo más húmedos y cálidos (Bonadonna, 1995). Este comportamiento climático-ambiental fluctuante pudo haber estado profundamente influido por la interacción entre el anticiclón del Atlántico sur y el del Pacífico sur (Iriondo y Gracia, 1993). En el Último Máximo Glacial (UMG; *ca.* 18 ka A.P.) las temperaturas parecen haber sido de 2°C a 6°C más bajas que las imperantes en la actualidad (Tonni *et al.*, 1999), al tiempo que diversos autores han inferido, a base de la distribución de arenas y loess, que las condiciones imperantes actualmente en la Patagonia podrían haberse

extendido unos 750 km al noroeste (Iriondo y García, 1993). El final del Lujanense y el comienzo del Holoceno marca la extinción de aproximadamente el 80% de los grandes mamíferos y el 100% de los megamamíferos (Cione *et al.*, 2003).

En este marco climático-ambiental, los registros de *N. paskoensis* resultan muy comunes en la región Pampeana y centro-norte de Argentina, siempre en sedimentos de origen eólico (Fidalgo y Tonni, 1978; Zurita *et al.*, 2005). Sugestivamente, como ya se ha mencionado, resulta notable la escasez de registros de este taxón en el Lujanense de la Mesopotamia de Argentina (provincias de Corrientes y Entre Ríos) (Noriega *et al.*, 2004; Zurita *et al.*, 2005), el sector occidental de Uruguay (ver Ubilla y Perea, 1999) y el sur de Brasil (ver Oliveira, 1999). La evidencia paleozoológica, paleobotánica, palinológica y sedimentológica indica que estas áreas habrían desarrollado procesos climático-ambientales más húmedos y cálidos que aquellos inferidos para la región pampeana y centro-norte de Argentina (Tonni, 1992; Oliveira, 1996, 1999; Scillato-Yané *et al.*, 1998; Noriega *et al.*, 2004; Carlini *et al.*, 2004). El último registro certero de esta especie en la Argentina proviene de la Formación La Postrera y coincide en parte con el Último Máximo Glacial (*ca.* 10170 AP).

Fuera del territorio argentino, el registro más reciente, asignado a *Neosclerocalyptus* sp., se verifica en el Chaco paraguayo, y ha sido datado en alrededor de 7070 años (Platense; Holoceno temprano; Carlini y Scillato-Yané, 1999). De confirmarse esta antigüedad, podría refutar parcialmente la hipótesis propuesta por Iriondo y García (1993) relacionada con la existencia en ese momento de un pulso húmedo y cálido. Este hallazgo de *Neosclerocalyptus* en el Holoceno temprano, a aproximadamente 22°S, podría estar relacionado a una serie de cambios climático-ambientales que probablemente estimularon procesos migratorios en la “megafauna” a latitudes más septentrionales. En este sentido, Tonni *et al.* (1992) han detectado a comienzos del Holoceno un recambio faunístico orientado al predominio de taxones de requerimientos ecológicos más húmedos y cálidos, junto a otros de estirpe andina o patagónica, en tanto que hacia los 10-9.5 ka es posible ver el progresivo asentamiento de una estepa húmeda (Prieto, 1996, 1998). De igual modo, resulta significativo el desplazamiento sufrido por *Lama (V.) gracilis*, durante el Pleistoceno más tardío, de la región Pampeana hacia el sur, debido probablemente al restablecimiento de condiciones más húmedas y cálidas hacia el final del último ciclo glacial (Menegaz *et al.*, 1989; Menegaz y Ortiz Jaureguizar, 1995). Apoyando esta hipótesis se observa una retracción

al sur de ciertos Rheidae (e.g. *Pterocnemia pennata*) durante el Holoceno más temprano (Tambussi y Acosta Hospitaleche, 2002).

En ámbitos más septentrionales en el sur de América del Sur, *Neosclerocalyptus* es reemplazado por *Hoplophorus*, un taxón limitado hasta el momento con seguridad al Estado de Minas Gerais, Brasil (Lagoa Santa; 19°S) y al sector centro-sur de Bolivia (Tarija; 21°33'S y 64°46'O) (Mapa 5). De modo tentativo, la presencia del género *Hoplophorus* ha sido también reportada para el sector más occidental de la Amazonia, en la región de los ríos Ucayali y Juruá, Brasil (Paula Couto, 1983 y Ranzi, 2000), aunque el material referido es de naturaleza muy fragmentaria, no ha sido ilustrado, ni posee número de repositorio que permita su localización para que sea revisado. En este marco, Takai *et al.* (1982) han reportado, en el marco de un listado paleofaunístico, la presencia de *H. euphractus* en el Pleistoceno de Tarija. Al igual que en el caso anterior, el material no ha podido ser localizado, a lo que debe sumarse la problemática procedencia estratigráfica de la mayoría de los fósiles exhumados en esa área (MacFadden, 2000).

La fauna de Glyptodontidae en el Pleistoceno del actual territorio de Brasil resulta escasa, comparada con aquella exhumada del actual territorio de Argentina, tanto en diversidad como en la frecuencia de los hallazgos, y está representada por los géneros *Panochthus*, *Parapanochthus* (tal vez sinónimo de *Panochthus*; ver Porpino y Bergqvist, 2002), *Glyptodon* y *Hoplophorus*, restringidos mayormente al sector central y oriental (Marshall *et al.*, 1984; Locks *et al.*, 1999; Porpino y Bergqvist, 2002). La notable ausencia de Glyptodontidae en el sector de la cuenca amazónica podría relacionarse con la existencia de un gradiente climático-ambiental de frío y árido a cálido y húmedo, en dirección noroeste (Marshall *et al.*, 1984; Oliveira, 1996, 1999; Cartelle y Lessa 1988). Sin embargo, la evidencia sugiere que durante la parte más tardía del Pleistoceno el ambiente predominante en Brasil estuvo caracterizado por ambientes abiertos o semiforestados (Marshall *et al.*, 1984; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990; Pennington *et al.*, 2000).

Una serie de estudios geoquímicos efectuados en el sector oeste de la Amazonia (Estado de Acre) indica que esta región fue ocupada por una cuenca de tipo fluvio-lacustre que desapareció parcialmente durante el último ciclo glacial y en el cual predominaron los ambientes abiertos con climas áridos (Kronberg y Benchimol, 1993). Este panorama paleoambiental pudo haber sido diferente en el sector Este de la Amazonia, ya que estudios palinológicos indican la presencia de un ambiente en mosaico

de tipo sabana/bosque (Kronberg y Benchimol, 1993), con un predominio de aquéllos forestados en alrededor de 40 ka y en el intervalo 21-11 ka (Asby *et al.*, 1991).

Los estudios palinológicos efectuados en el sur de Brasil (Estado de Río Grande do Sul) indican, durante la parte más tardía del Pleistoceno, la existencia, bajo un clima semiárido, de ambientes abiertos y forestados por *Araucaria* sp. (Roth y Lorscheitter, 1993). En este contexto, la evidencia palinológica muestra que probablemente durante los períodos glaciales, estos ambientes forestados hayan sido reemplazados por amplios pastizales, que se habrían extendido en dirección Sur- Sudeste, desde los 27°-28° S hasta los 20° S, con temperaturas entre 5 a 7° C más bajas que en la actualidad (Behling, 2001). De acuerdo a Cartelle (1992) estos ambientes habrían actuado como refugio para la “megafauna” durante el Último Máximo Glacial. En concordancia con esto, algunos autores (e.g. Prance, 1978) que durante los períodos glaciales las formaciones boscosas habrían quedado reducidas a refugios semejantes a islas rodeadas de sabanas.

La paleomastofauna asociada a *Hoploporus euphractus* muestra una mezcla de taxones “pampeanos” (e.g. *Toxodon platensis*, *Glyptodon clavipes*, *Morenelaphus*, etc.) con otros de procedencia intertropical (e.g. *Xenorhinotherium bahiense*, *Trigonodops lopesi*), reforzando la hipótesis de una posible migración de elementos australes hacia el norte, particularmente durante los períodos de máxima aridez y frío ocurridos en el Pleistoceno más tardío (Cartelle y De Iuliis, 1995). Sin embargo, la incidencia de estos momentos de extrema aridez y frío sobre la diversidad de la megafauna pudo haber sido menor a la tradicionalmente supuesta, e incluso nula (Colinvaux, 1989; Cione *et al.*, 2003).

Las variables que con seguridad más afectaron el grado de desarrollo y extensión de las áreas forestadas en la cuenca amazónica fueron las precipitaciones y las bajas temperaturas, especialmente durante el Último Máximo Glacial (Pennington *et al.*, 2000). En este sentido, Simberloff (1986) propuso que las áreas forestadas pudieron haberse reducido en aproximadamente un 84% durante ese momento.

Otra especie incluida en el género *Hoplophorus* es *H. echazui*, reconocida y descrita por Hoffstetter (1964) y proveniente probablemente del Pleistoceno medio (Ensenadense tardío) de Tarija, Bolivia (ver Werdelin, 1991). Actualmente se cuenta con evidencia que sostiene que la antigüedad de la Formación Tarija estaría ubicada entre los 1.0 a 0.5 Ma (MacFadden *et al.*, 1983; Mac Fadden y Shockey, 1997). La fauna de Glyptodontidae hallada está compuesta por *Glyptodon*, *Neothocoraphorus* y *Panochthus* (Marshall *et al.*, 1984), que resulta congruente con un medio abierto de pastizales (e.g.

*Equus*, *Palaeolama*, *Hemiauchenia*) y con un clima semiárido y, probablemente, algunas formaciones boscosas (MacFadden y Shockey, 1997). A su vez, en la parte más superior de la Formación Tolomosa, MacFadden (2000) ha detectado un pulso húmedo y cálido, cercano al límite Brunhes-Matuyama.

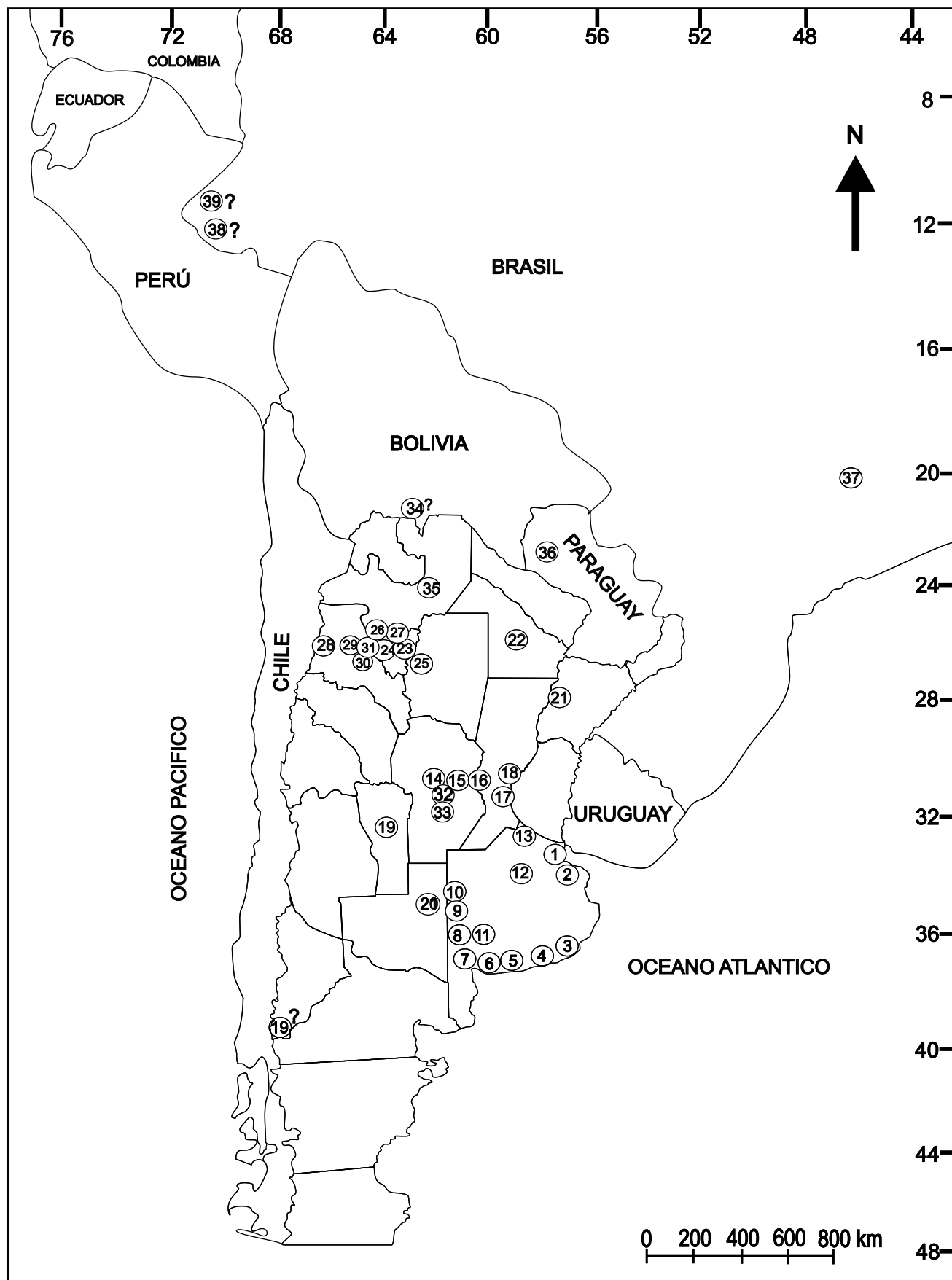
La morfología del material permite efectivamente su inclusión en el género, pero no asegurar la validez de esta especie, en tanto no se efectúen nuevos hallazgos. Desde una perspectiva paleobiogeográfica, este hallazgo resulta interesante puesto que amplía y completa parcialmente la distribución longitudinal del género (Mapa 5). Tanto Tarija (Bolivia) como Lagoa Santa (Brasil) se encuentran aproximadamente a los 20° S pero separadas por más de 2000 kilómetros.

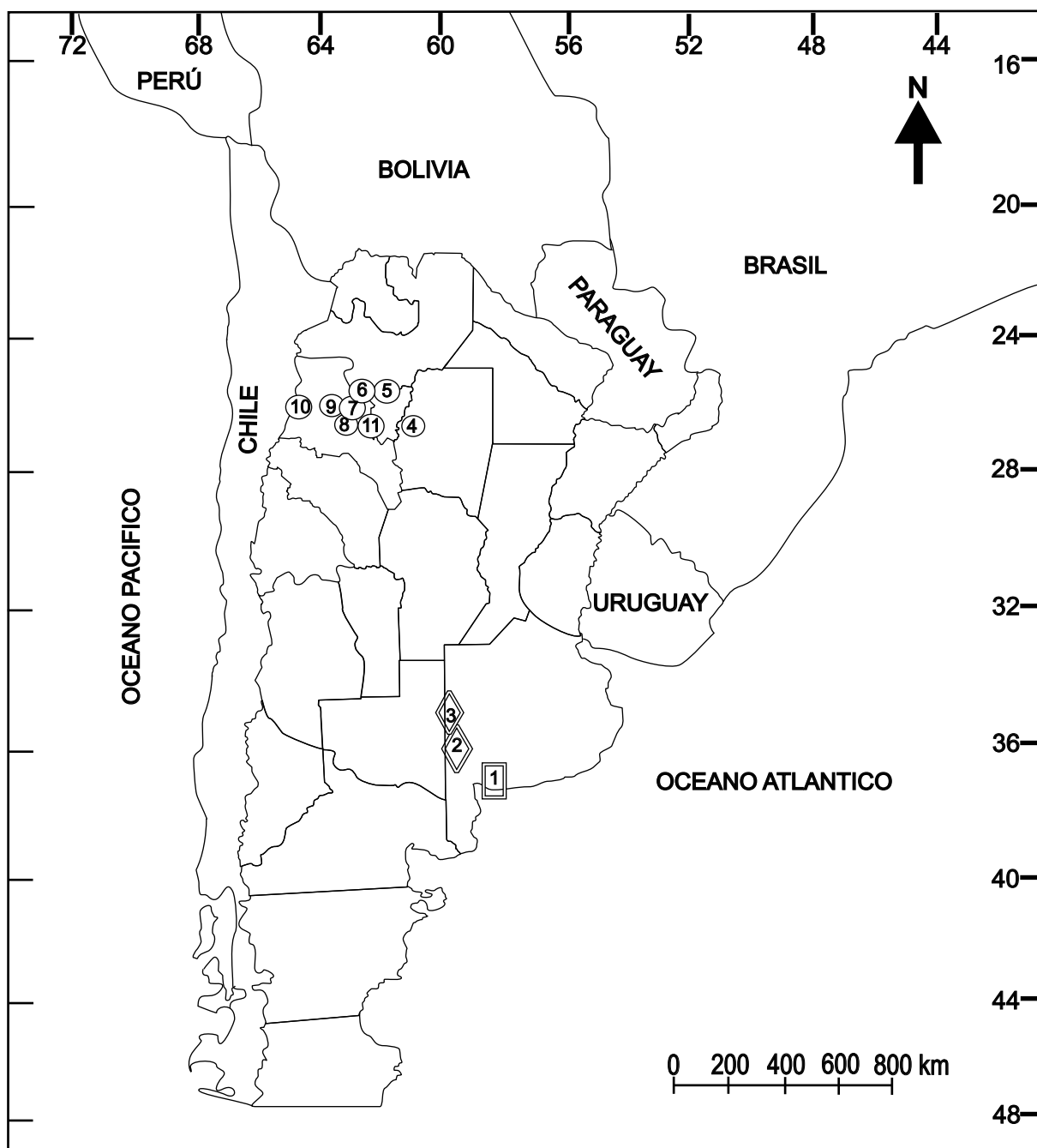
Desde una perspectiva cronológica (y de confirmarse la procedencia estratigráfica de este material) la presencia de *Hoplophorus* en la Formación Tarija ampliaría su biocrón (Ensenadense tardío-Holoceno temprano; *ca.* 1.1 - 0.008 Ma), aunque cabe resaltar que la problemática estratigráfica planteada en esa región está aún lejos de estar resuelta (ver, entre otros, Marshall y Sempere, 1991; Suárez Montero, 1996) y de hecho gran parte de los materiales referidos al Ensenadense no tienen una adecuada procedencia estratigráfica.

## **5.2. Mapas**

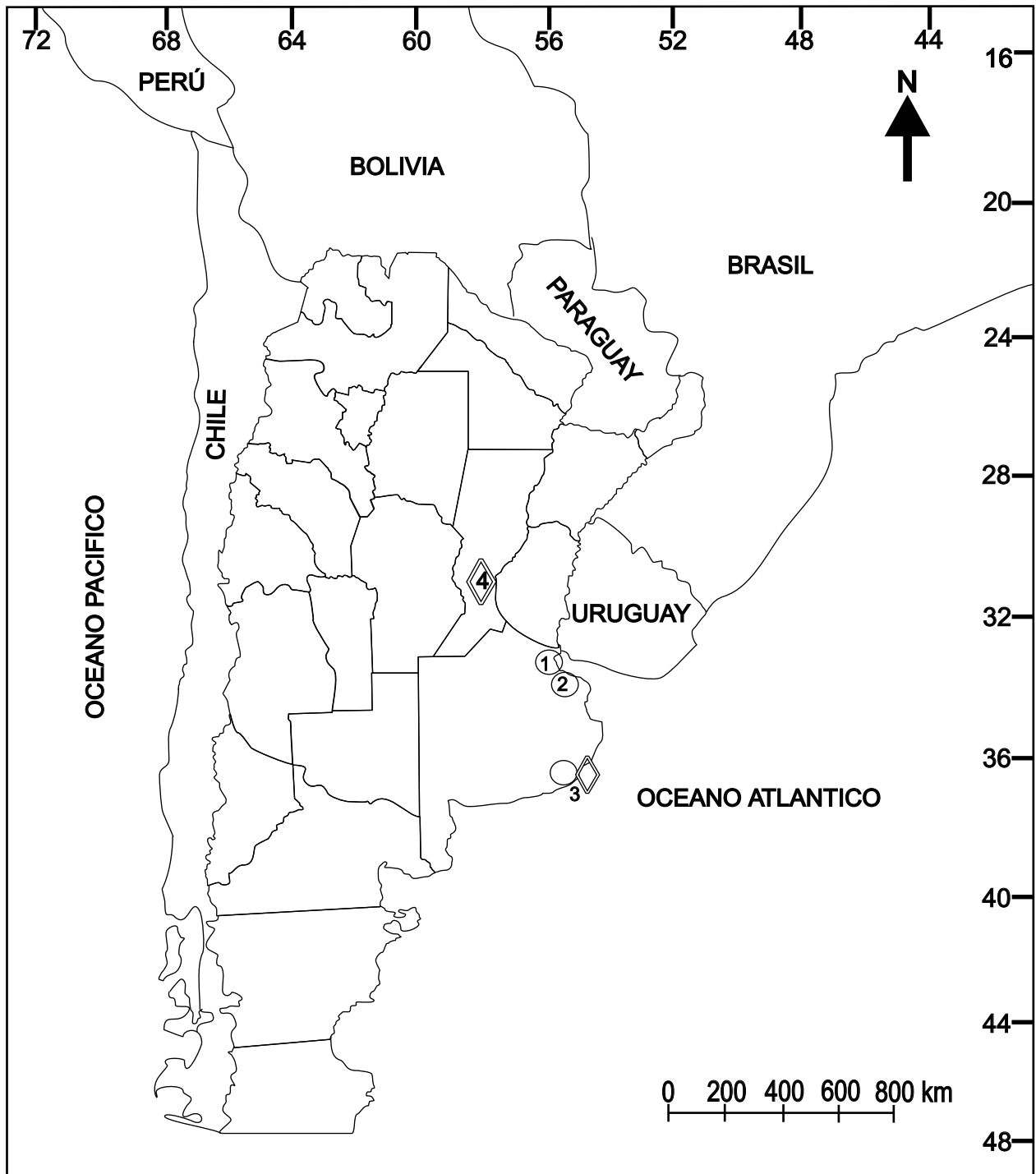


**MAPA 1.** Principales localidades de Argentina, Paraguay, Bolivia y Brasil citadas en el texto y en las cuales han sido hallados Hoplophorinae Hoplophorini. (1) Olivos, (2) Ciudad de Buenos Aires, (3) Mar del Plata, (4) Centinela del Mar, (5) Lobería, (6) Farola Monte Hermoso, (7) Bahía Blanca, (8) Berraondo, (9) Adolfo Alsina, (10) Carhué, (11) Coronel Suárez, (12) San Andrés de Giles, (13) San Pedro, (14) Ciudad de Córdoba, (15) Arroyito, (16) San Francisco, (17) Granadero Baigorria, (18) Puerto San Martín, (19) San Luis, (20) Santa Rosa, (21) Bella Vista, (22) Avia Terai, (23) San Miguel de Tucumán, (24) Tafí Viejo, (25) Termas de Río Hondo, (26) Tiopunco, (27) Agua del Chañar, (28) La Hoyada, (29) Puertas de Corral Quemado, (30) Corral Quemado, (31) Loma Rica, (32) Despeñaderos, (33) Río Ill, (34) Tarija, (35) Las Lajitas, (36) Filadelfia, (37) Lagoa Santa, Minas Gerais, (38) Juruá, (39) Ucayali. .

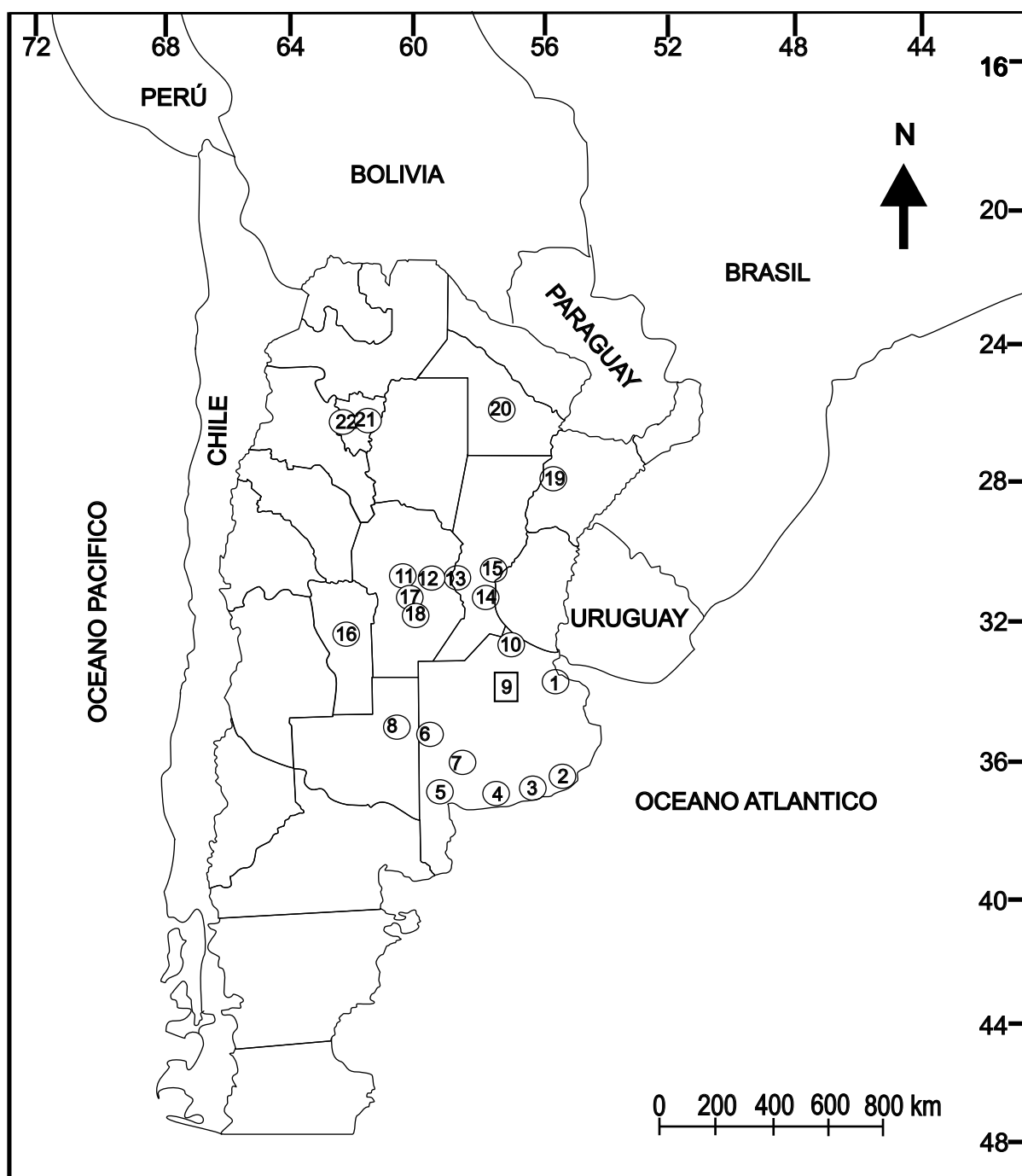




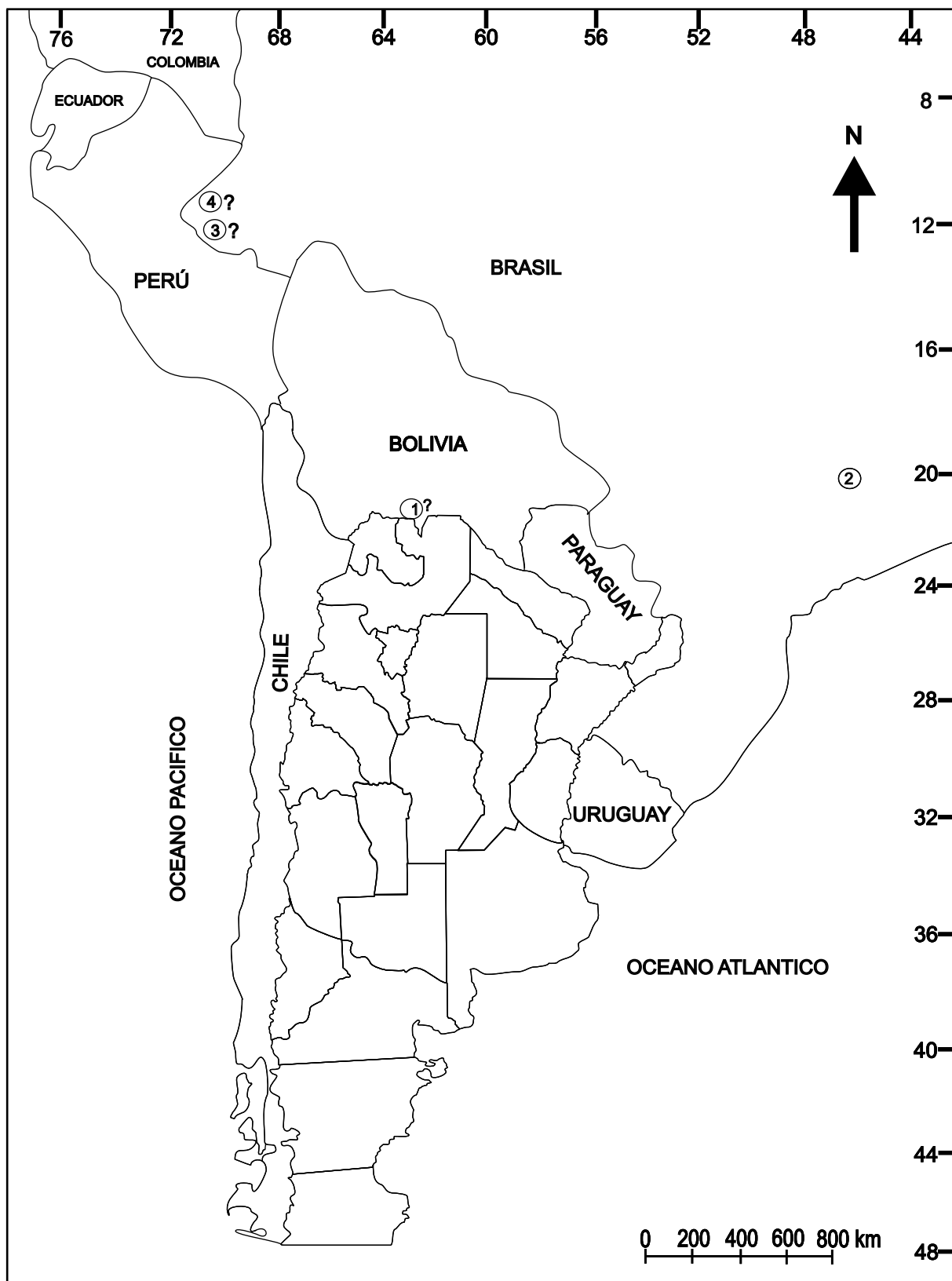
**Mapa 2.** Distribución geográfica del género *Eosclerocalyptus*. Círculo, *E. proximus*; rombo, *E. tapinocephalus*; rectángulo, *E. lineatus*. (1) Farola Monte Hermoso, (2) Berraondo, (3), Laguna de los Paraguayos, Adolfo Alsina, (4) Termas de Río Hondo, (5) Agua del Chañar y Tiopunco, (6) Loma Rica, (7), Andalhuala, (8), Puerta de Corral Quemado, (9), Corral Quemado, (10) La Hoyada.



**Mapa 3.** Distribución geográfica de *Neosclerocalyptus pseudornatus* (círculo) y *N. ornatus* (rombo). (1) Olivos, (2) Ciudad de Buenos Aires, (3) Mar del Plata, (4) Granadero Baigorria.



**MAPA 4.** Distribución geográfica de las especies Bonaerenses y Lujanenses del género de *Neosclerocalyptus*. Círculo, *Neosclerocalyptus paskoensis*; rectángulo *Neosclerocalyptus gouldi*. (1) Ciudad de Buenos Aires, (2) Mar del Plata, (3) Centinela del Mar, (4) Lobería, (5) Bahía Blanca, (6) Carhué, (7) Coronel Suárez, (8), Santa Rosa, (9) San Andrés de Giles, (10) San Pedro, (11) Ciudad de Córdoba, (12) Arroyito, (13) San Francisco, (14) Granadero Baigorria, (15) Puerto San Martín, (16) San Luis, (17) Despeñaderos, (18) Río III, (19) Bella Vista, (20) Avia Terai, (21) San Miguel de Tucumán, (22) Tafí Viejo.



**Mapa 5.** Distribución geográfica del género *Hoplophorus*. (1) Tarija, (2) Lagoa Santa, (3) Juruá, (4) Ucayali.

## 6. DISCUSIÓN DE LOS RESULTADOS

Desde una perspectiva nomenclatural, es corriente ver en la literatura especializada en Xenarthra, particularmente la de la Argentina, el uso de los nombres Sclerocalyptinae, Sclerocalyptini y *Sclerocalyptus*. En este marco, la propuesta de Paula Couto (1957, 1965) en el sentido de reemplazar estos nombres por Hoplophorinae, Hoplophorini y *Neosclerocalyptus* respectivamente, no tuvo mayor repercusión en nuestro país. Sin embargo, una observación detallada de la bibliografía ha demostrado que la proposición de Paula Couto (*op cit.*) ha tenido una muy importante aceptación, especialmente entre autores europeos, brasileños, uruguayos e incluso de otras nacionalidades. A esto se suma el hecho de que se encuentra plenamente respaldada por el actual Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN, 1999). En consecuencia, la evidencia indica que los nombres correctos, y que por lo tanto deben ser utilizados, son Hoplophorinae, Hoplophorini y *Neosclerocalyptus*, en reemplazo de Sclerocalyptinae, Sclerocalyptini y *Sclerocalyptus*, respectivamente (ver Zurita *et al.*, en prensa).

Dentro de la subfamilia Hoplophorinae, las variaciones en la ornamentación de las placas de la coraza dorsal, del escudete cefálico y del tubo caudal han sido utilizadas principalmente por Castellanos (1927, 1932, 1951a) y Hoffstetter (1958) en la creación de algunas tribus (Hoplophorini, Palaehoplophorini, Plohophorini y Lomaphorini) y en la caracterización y fundamentación de otras (Panochthini y Neothoracophorini).

La correcta aplicación de este criterio taxonómico parece ser válido incluso para la diferenciación de géneros y especies dentro de algunas de estas tribus (e.g. en los Panochthini, entre *Nopachthus*, *Propanochthus*, *Panochthus intermedius* y *P. tuberculatus*; ver Ameghino, 1889; Scillato-Yané *et al.*, 1995), aunque en otras (e.g. Plohophorini) parece conducir al reconocimiento de grupos no naturales.

Como se ha puesto de relieve en el capítulo 3 (“Sistemática”), el número de taxones de Glyptodontidae Hoplophorini reconocidos antes de esta contribución era de ocho géneros y veintiséis especies, distribuidas de la siguiente manera: **a)** *Eonaucum* (una especie); **b)** *Eosclerocalyptus* (una especie); **c)** *Eosclerophorus* (una especie); **d)** *Hoplophractus* (dos especies); **e)** *Isolinia* (dos especies); **f)** *Neosclerocalyptus* (16 especies); **g)** *Hoplophorus* (dos especies); **h)** *Chacus* (una especie).

La mayoría de estas especies fueron reconocidas con un criterio taxonómico fundamentalmente tipológico/morfológico (ver Giraudo, 1997; Tinaut y Ruano, 2000;

Hevia y Romero, 1999). Consecuentemente, muchos de los caracteres diagnósticos utilizados en el momento de reconocer nuevas especies (e.g. grosor de las placas y número de figuritas periféricas en las placas de la coraza dorsal; forma, longitud, grado de achatamiento y número de figuras laterales del tubo caudal) son insuficientes y están sujetos a un alto grado de variabilidad intraespecífica (no suficientemente evaluada), como ya ha sido demostrado en otros Hoplophorinae (Perea, 2005).

A partir de dicha situación, los taxones reconocidos como válidos en esta revisión han sido caracterizados a partir de la evaluación de otras estructuras anatómicas con caracteres diagnósticos claros, con especial énfasis en aquéllas craneanas (tales como el grado de desarrollo, neumatización y morfología de los senos fronto-nasales, grado de inclinación de la región parieto-occipital), que han demostrado ser mucho más confiables que los utilizados tradicionalmente.

La aplicación de este nuevo criterio ha provocado una notable reducción en el número de géneros (a tres) y especies (a ocho) que se reconocen como válidos. Estas se distribuyen como sigue: a) *Eosclerocalyptus* (tres especies); b) *Neosclerocalyptus* (cuatro especies); c) *Hoplophorus* (una especie). El resto de los taxones ha sido nominados como: **a) *nomen nudum***, cuando no se ha efectuado una descripción o diagnosis y quedan como no disponibles; **b) *nomen vanum***, aplicado a aquellos taxones cuyos materiales tipo y la diagnosis original resultan, luego de una rigurosa revisión, inadecuados para su definitiva validación; **c) *nomen dubium***, utilizado para aquellos taxones nominales que, de acuerdo a la evidencia disponible hasta el momento, son de dudosa aplicación, pero de los que es dable esperar que eventuales futuros hallazgos puedan dilucidar su situación. Este es el caso de especies reconocidas a partir de materiales tipo escasos y sin buenos caracteres diagnósticos, pero con procedencia estratigráfica y geográfica precisa.

A su vez, la inclusión del taxón colloncurens *Eonaucum colloncuranum* como el más primitivo Glyptodontidae Hoplophorini permanece incierta, en tanto no ha sido posible identificar caracteres diagnósticos de esta tribu. En este contexto, los rasgos diagnósticos dados oportunamente por Scillato-Yané y Carlini (1998a) (e.g. los dos primeros molariformes simples, placas de la coraza dorsal con ornamentación en forma de roseta, de superficie lisa, de siete a 10 figuritas periféricas alrededor de la figura central, presencia de forámenes en la intersección del surco que rodea la figura central con los que limitan las periféricas, etc.) resultan comunes a Propalaeohoplophorinae y Hoplophorinae Hoplophorini. En consecuencia, no puede descartarse pues la hipótesis



que mantiene a este taxón como un avanzado Glyptodontidae Propalaehoplophorinae. Eventuales futuros hallazgos podrán permitir confirmar o refutar estas hipótesis sistemáticas.

Como se ha mencionado, los Hoplophorinae constituyen la subfamilia de Glyptodontidae de mayor complejidad y heterogeneidad morfológica. Esto se debe al notable número de taxones incluidos en las siete tribus reconocidas (Hoplophorini, Neuryurini, Palaeohoplophorini, Plohophorini, Panochthini, Lomaphorini y Neothocoraphorini) y a la pobre caracterización morfológica que presentan la mayoría de las especies de Hoplophorinae. En efecto, dicho reconocimiento se ha verificado, en gran parte, a base de criterios tipológicos propios del S. XIX y comienzos del S. XX. En palabras de Hoffstetter (1958: 577), “*Il est difficile de donner de l’ ensemble une définition précise, car trop de genres, surtout ceux du Mio-Pliocène, sont connus d’une façon très fragmentaire.*” Ello conlleva que algunas tribus puedan ser consideradas como agrupaciones francamente heterogéneas, constituyendo muy probablemente grupos no naturales (e.g. Plohophorini, Neuryurini). Otras (e.g. Lomaphorini, Neothocoraphorini) están compuestas por especies mal caracterizadas, definidas muchas veces sobre la base de pequeños fragmentos de la coraza dorsal, o incluso placas aisladas, con una concepción sistemática marcadamente tipológica/morfológica.

Así, el estudio comparado de la anatomía de los Glyptodontidae Hoplophorini y Propalaehoplophorinae con los restantes gliptodontes post-santacrucenses implica numerosas limitaciones dado el escaso conocimiento que se tiene de la mayor parte de las formas del Terciario medio y superior (Chasiquense-Sanadresense) (ver Ameghino, 1889; Lydekker, 1894; Hoffstetter, 1958; Pascual *et al.*, 1966; Paula Couto, 1979). En consecuencia, en muchos casos, las comparaciones efectuadas quedan limitadas a los taxones terminales del Pleistoceno.

A nivel de la dentición, los Hoplophorinae Hoplophorini se caracterizan por la notable simplicidad de los dos primeros molariformes superiores e inferiores. El primero resulta, en todos los Hoplophorini, simple, sin indicios de lobulación. Las formas terciarias (*E. tapinocephalus* y *E. proximus*) retienen la primitiva morfolología de los Propalaehoplophorinae (ver Scott, 1903-1904), esto es de sección circular o subcircular, con su eje mayor orientado en un ángulo de 90° a 45° con respecto al eje longitudinal de la serie dentaria. Una morfolología similar también se observa en los Hoplophorinae Plohophorini “araucanenses” *Stromaphorus compressidens* (Moreno y Mercerat, 1891) y *Phlyctaenopyga ameghinii* (Ameghino, 1889) (Cabrera, 1944), *Pseudoplohophorus*

*absolutus* (Perea, 2005) y *Stromaphoropsis benvenutti* Castellanos 1953a. En los taxones pleistocenos de Hoplophorini (*Neosclerocalyptus* y *Hoplophorus euphractus*) este molariforme aumenta su diámetro longitudinal, con su eje mayor orientado de modo paralelo a la serie dentaria. El segundo molariforme, aunque muestra un patrón morfológico general primitivo, se distingue en *E. proximus* y *E. tapinocephalus* de aquél de los Propalaehoplophorinae por el adelgazamiento que sufre a nivel de su borde anterior y posterior, en tanto que en *Neosclerocalyptus* existe un esbozo de lobulación. Esto contrasta con lo observado en los Glyptodontinae plio-pleistocenos (*Glyptodon* y *Glyptotherium*), en los cuales la trilobulación es evidente ya a nivel del primer molariforme (Gillette y Ray, 1981; Soibelzon *et al.*, 2006), y en *Panochthus* y *Doedicurus* en los cuales el primer molariforme es lobulado, particularmente del lado labial.

Un rasgo particular en los molariformes superiores de los Propalaehoplophorinae (M4-M8) es el alto grado de asimetría que existe en el desarrollo bilateral de los lóbulos, en los que la mitad lingual está mucho más expandida que la mitad labial (ver, entre otros, Ameghino, 1889; Scott, 1903-1904; Paula Couto, 1979). Este carácter, aunque no tan marcado, se preserva en los taxones terciarios de Glyptodontidae Hoplophorini, pero en las formas pleistocenas los lóbulos de los molariformes muestran un grado de desarrollo bilateral mucho más simétrico. De igual modo, en los Hoplophorinae Hoplophorini no es posible observar las escotaduras existentes a nivel del borde labial del tercer lóbulo que muestran *Propalaehoplophorus australis*, *Cochlops* y *Eucinepeltus* (ver Ameghino, 1889; Scott, 1903-1904). Este carácter es, sin embargo, retenido por al menos un Hoplophorinae Plohophorini (*Plohophorus figuratus*) (Ameghino, 1887).

A nivel de la ornamentación de las placas de la coraza dorsal, los Hoplophorinae Hoplophorini conservan el primitivo patrón en roseta, muy similar al de los Propalaehoplophorinae, consistente en una figura central rodeada por una serie de figuritas periféricas más pequeñas. Tanto en Hoplophorinae Hoplophorini como en los Propalaehoplophorinae los surcos que separan la figura central de las periféricas (surco principal) y éstas entre sí, están apenas delineados, son muy estrechos y con los bordes de sección transversal parabólica. A esto debe sumarse que la superficie expuesta de los osteodermos es prácticamente lisa. Esto contrasta totalmente con lo observado en los Glyptodontinae, en los cuales los surcos mencionados son más anchos y profundos, y con una sección transversal no parabólica, sino con los lados paralelos entre sí y los ángulos casi rectos con respecto a la base del surco. Además, la superficie expuesta de las placas

es rugosa, con numerosos accidentes y puntuaciones. En este sentido, cabe destacar que, en los Propalaehoplophorinae y Hoplophorinae Hoplophorini, el patrón en roseta se mantiene estable en todas las especies reconocidas de los grupos respectivos; por el contrario, en los Glyptodontinae este patrón resulta variable (por ejemplo, en la relación de tamaño existente entre la figura central y las figuritas periféricas), e incluso permite caracterizar diferentes especies de *Glyptodon* (ver Duarte, 1997; Rinderknecht, 2000).

En los anillos caudales de los Hoplophorinae Hoplophorini se observa el mismo patrón de ornamentación de los Propalaehoplophorinae: cada anillo está formado por una doble hilera de placas que poseen una figura central rodeada de una hilera de figuritas que están ausentes en su borde distal (mostrando gran similitud con aquéllas de la coraza dorsal de los Glyptatelinae) (ver Scott, 1903-1904; Scillato-Yané, 1977).

A nivel del esqueleto apendicular el húmero presenta en los Hoplophorinae Hoplophorini un aspecto general similar al de los Propalaehoplophorinae (*Propalaehoplophorus*), aunque cabe resaltar que esta estructura no es conocida en algunos taxones (e.g. *E. lineatus* y *N. gouldi*). La diáfisis es de conformación prismático-triangular como en *Propalaehoplophorus*, al tiempo que la impresión deltoidea posee como carácter primitivo el borde posterior convexo. La epífisis distal retiene el foramen entepicondiliano, como en *Panochthus* y *Doedicurus*, estructura que se pierde en *Glyptodon* (ver Burmeister, 1870-1874).

Las falanges ungueales son conocidas solamente en *Neosclerocalyptus ornatus* y *N. paskoensis*. En *Propalaehoplophorus australis* las manos y los pies son pentadáctilos y representan la condición basal. En *Neosclerocalyptus* existe una marcada reducción del dedo I en manos y pies. Este carácter es compartido con *Panochthus*, mientras que en *Doedicurus* la reducción de los dedos es aún más extrema, quedando solamente tres dedos completos, por reducción del I y V. En *Glyptodon*, la mano muestra cuatro dedos, pero el pie mantiene la condición primitiva con la persistencia de cinco dedos.

Como en el caso del húmero, la estructura del fémur es similar a la de *Propalaehoplophorus*. En los Glyptodontidae Hoplophorini en los cuales se conoce esta estructura (*E. tapinocephalus*, *E. proximus*, *N. pseudornatus*, *N. ornatus* y *N. paskoensis*), el trocánter mayor tiene una ubicación más proximal que la cabeza femoral, como en *Propalaehoplophorus australis*. Esta condición primitiva también es observada en el Lomaphorini *Trachycalyptoides achirensis* Saint-André, 1996 y en el Glyptodontinae *Paraglyptodon uquiensis* Castellanos, 1953b. En *Panochthus* y *Glyptodon* ambas estructuras se encuentran aproximadamente a un mismo nivel.

El árbol obtenido en el análisis cladístico sugiere la monofilia de los Glyptodontidae Hoplophorini, que está sustentada por seis caracteres sinapomórficos: a) borde póstero-inferior del arco cigomático con tubérculo; b) contorno del borde labial del tercer lóbulo de los molariformes trilobulados simplemente convexo, sin escotadura; c) placas de la región más antero-lateral de la coraza dorsal penta o hexagonales, casi sin vestigios de figuritas periféricas; d) placas de la región caudal de la coraza dorsal con la figura central plana o apenas cóncava; e) tubo caudal con su mitad distal con mayor diámetro transversal que dorso-ventral; f) tubo caudal y coraza dorsal con ornamentación similar, compuesta por una figura central rodeada de una hilera de figuritas periféricas. Por otro lado, la monofilia del clado *Eosclerocalyptus* (*E. proximus* + *E. tapinocephalus*) está apoyada por una sinapomorfía: a) figuras centrales del último anillo caudal de contorno subcircular. La monofilia del clado *Hoplophorus euphractus* + *Neosclerocalyptus* spp. está sustentada en cuatro sinapomorfías: a) proyección del plano del foramen infraorbitario coincidente con el M3; b) sección del M1 elongado, con su eje mayor orientado paralelamente respecto al eje anteroposterior de la serie dentaria; c) molariformes M6-M8 con desarrollo bilateral simétrico, y la pared anterior del primero plano o ligeramente convexo. La monofilia del clado compuesto por el género *Neosclerocalyptus* está sugerida por cuatro sinapomorfías: a) senos fronto-nasales claramente neumatizados, con presencia de tejido trabecular; b) área de contacto naso-fronto-maxilar con una evidente hendidura de sección en “V”; c) contorno del área ubicada por delante de las escotaduras orbitarias semicircular; d) supraoccipital inclinado, en relación al plano basilar, entre 40° y 50°. Las especies ensenadenses (*N. pseudornatus* + *N. ornatus*) por una sinapomorfía: a) extremo antero-superior de los nasales a nivel de la mitad superior de la altura de la porción alveolar de los maxilares. Por último, la monofilia de las especies lujanenses está sustentada en: a) el diámetro transversal del área ubicada por delante de la porción yugal del proceso descendente representa entre el 61% y el 67% de la longitud total del cráneo; b) área occipito-parietal con una concavidad media; c) diámetro sagital/ diámetro transversal del foramen *magnum* entre 0.90-1.2; esto implica que el foramen *magnum* es de sección subcircular.

En este contexto, el estudio anatómico comparado de *Hoplophorus euphractus* con los integrantes de las restantes tribus de Hoplophorinae (Palaehoplophorini, Lomaphorini, Plohophorini, Neuryurini, Neothocoraphorini y Panochthini) sugiere asimismo su inclusión dentro de los Hoplophorini. En efecto, los Palaehoplophorini

están caracterizados, a nivel de las placas de la coraza dorsal, por una figura central deprimida, rodeada por una hilera de figuritas periféricas muy rugosas y poco marcadas, de contorno subcircular, con grandes forámenes. El tubo caudal presenta generalmente una superficie muy rugosa y figuras en forma de protuberancias (Cabrera, 1939; Scillato-Yané y Carlini, 1998a). A su vez, los Neothocoraphorini se caracterizan por la presencia de una figura central en “ampolla” con una gran cantidad de puntuaciones, al tiempo que las placas parecen no estar fusionadas, incluso en los adultos, dado que no presentan suturas laterales (Castellanos, 1951a; Hoffstetter, 1958). En los Panochthini pliocenos (*Propanochthus* y *Nopachthus*) la ornamentación de las placas de la coraza dorsal se caracteriza por la presencia de una figura central rodeada por cuatro o cinco hileras de figuritas más pequeña. Hacia la parte posterior de la coraza, las figuras centrales adquieren una notable convexidad (Castellanos, 1941). En las formas del Pleistoceno temprano (*Panochthus intermedius*) existe una clara tendencia a la desaparición de las figuras centrales, que sólo quedan limitadas a las zonas más ventrolaterales de la coraza (Lydekker, 1894), mientras que en *Panochthus tuberculatus* (Bonarense-Lujanense) se observa ya una total desaparición de las figuras centrales. En estos Panochthini pleistocenos el húmero muestra una impresión deltoidea de contorno casi completamente triangular, y la cabeza femoral y el trocánter mayor se ubican aproximadamente en un mismo plano. Los Neuryurini presentan una particular ornamentación de las placas, que son en general subcuadrangulares: la superficie dorsal es muy rugosa por la existencia de numerosos forámenes, y no se distingue prácticamente ninguna figura central ni figuritas periféricas. En *Neuryurus*, el tubo caudal está compuesto por placas similares a las de la coraza, y muestra una serie lateral de grandes figuras que en su punto medio desarrollan una “protuberancia” cónica, mostrando cierta analogía con aquéllas de *Panochthus* (Hoffstetter, 1958; Zurita *et al.*, 2006). A su vez, en los Lomaphorini las placas son pequeñas, con una figura central algo elevada y cóncava en su parte central; las figuritas periféricas están muy poco diferenciadas o directamente son inexistentes y están reemplazadas por una serie de estrías radiales. El tubo caudal está compuesto por placas de suturas laxas (Ameghino, 1889; Paula Couto, 1979; Pascual *et al.*, 1966). Por último, los Plohophorini muestran una notable proliferación de las figuritas periféricas alrededor de cada figura central (Hoffstetter, 1958). El tubo caudal se caracteriza por poseer un contorno casi completamente circular en toda su extensión y las figuras laterales están mucho menos desarrolladas que en los Hoplophorini. De igual modo, tanto las figuras centrales como

las periféricas son marcadamente convexas (Ameghino, 1887; Castellanos, 1940; Cabrera, 1944).

Desde una perspectiva biogeográfica, la historia de los Glyptodontidae Hoplophorini está circumscripita, teniendo en cuenta los registros indudables, al extremo austral de América del Sur, incluso en las formas pleistocenas (desde los 38°S hasta 19°S y longitudinalmente desde los 36°O hasta los 67°O. Esto contrasta con los Glyptodontinae (*Glyptodon* spp.) y los Panochthini (*Panochthus* spp.) cuaternarios, cuya distribución llegó probablemente hasta Venezuela (Marshall *et al.*, 1984; Rincón, 2006). En este sentido, la coordinación de los resultados obtenidos con la información bioestratigráfica, paleozoogeográfica y paleoambiental disponible en la actualidad, aparece con resultados coherentes. Las especies de Hoplophorinae Hoplophorini han demostrado poseer buen valor bioestratigráfico, en tanto aquéllas ahora reconocidas tienen biocrones acotados y claramente identificados, y coincidentes con el desarrollo progresivo de sus adaptaciones. También resultan de importancia en la identificación de áreas paleobiogeográficas y como indicadores paleoecológicos. *Eosclerocalyptus tapinocephalus* y *Eosclerocalyptus lineatus* tienen su biocrón limitado al Huayqueriense (Mioceno tardío) y Montehermosense (Mioceno tardío-Plioceno temprano), respectivamente, del actual territorio de la región Pampeana. El comienzo del Huayqueriense estuvo caracterizado básicamente por la acentuación de las tendencias climático-ambientales y faunísticas aparecidas en los comienzos del subciclo Protoaraucaniano (“Friasense” y Chasiquense, de Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990 y Pascual *et al.*, 1996), conducente al establecimiento de condiciones más áridas y frías que las precedentes. A su vez, la región Pampeana habría estado caracterizada durante el Montehermosense por el predominio de ambientes abiertos de pastizales, probablemente con una marcada estacionalidad (Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990; Montalvo y Verzi, 2004), tal como lo atestiguan los estudio de restos de vertebrados de la Fm. Monte Hermoso (Gasparini y Baéz, 1974; Zavala y Navarro, 1993; Chebli *et al.*, 1999). *Eosclerocalyptus proximus* es un taxón restringido, hasta el momento, al “Araucanense” (Mioceno tardío-Plioceno temprano) y endémico del noroeste argentino (provincias de Tucumán, Catamarca y Santiago del Estero, Argentina). En este contexto, algunos autores han postulado que durante el Mioceno tardío-Plioceno, el noroeste argentino podría haber poseído un clima algo más benigno que el actual, con condiciones climáticas semejantes a las presentes hoy en el Dominio Chaqueño (ver

Menéndez, 1962; Volkheimer, 1971; Pascual y Odreman Rivas, 1971; Scillato-Yané, 1975, 1977b y c; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990; Latorre *et al.*, 1997).

En este marco, los registros de Glyptodontidae Hoplophorini resultan muy escasos en el Chapadmalalense y Marplatense (Plioceno tardío; *ca.* 3.9-1.8 Ma) (ver Scillato-Yané *et al.*, 1995; Carlini y Scillato-Yané, 1999), y están representados por placas de la coraza dorsal, exhumadas en el Barrancalobense (Plioceno tardío; *ca.* 3.2-2.9 Ma) y en el Vorohuense (*ca.* 2.9-2.4 Ma.) del actual territorio de la provincia de Buenos Aires. De modo tentativo, estos materiales fueron inicialmente interpretados como probablemente correspondientes a dos nuevas especies de Hoplophorini: *Hoplophractus* n. sp. (ver Scillato-Yané *et al.*, 1995; Carlini y Scillato-Yané, 1999) y a una nueva especie del género *Neosclerocalyptus* (ver Carlini y Scillato-Yané, 1999), respectivamente; sin embargo, la escasez del material junto con la falta de elementos diagnósticos, sólo justifican su clasificación como Glyptodontidae Hoplophorini indet. A pesar de esto, la fuerte correlación observada entre diversidad biológica y cambios climático-ambientales puede apoyar la probable existencia de nuevas especies presentes en ese lapso.

Los Hoplophorini pleistocenos del actual territorio de la Argentina, representados por el género *Neosclerocalyptus*, han demostrado ser taxones claramente adaptados a los ambientes progresivamente más áridos o semiáridos y fríos que se desarrollaron durante la mayor parte del Pleistoceno (ver, entre otros, Tonni *et al.*, 1999; Cione y Tonni, 1999). La creciente neumatización de los senos fronto-nasales, desde *N. pseudornatus* (Pleistoceno temprano) hasta *N. paskoensis* (Pleistoceno tardío) es interpretada aquí como una probable respuesta a este tipo de ambientes (Zurita *et al.*, 2005). Además, es el género que posee la mayor extensión latitudinal de la tribu, probablemente debido a la notable homogeneidad ambiental existente durante los períodos glaciales del Pleistoceno (ver Clapperton, 1993; Cione *et al.*, 2003). Hasta el momento, la distribución de *N. pseudornatus* (Ensenadense temprano-medio) está limitada a las “Toscas” del Río de La Plata y Mar del Plata (Buenos Aires), en tanto que *N. ornatus* (Ensenadense tardío) ha sido registrado en las localidades de Mar del Plata y San Pedro (Buenos Aires) y Granadero Baigorria (Santa Fe). *N. gouldi* n. sp. es, hasta la actualidad, la única especie de antigüedad Bonarense (Pleistoceno medio-Pleistoceno tardío), limitada a los alrededores de la localidad de San Andrés de Giles (Buenos Aires). Por último, *N. paskoensis* es de exclusiva antigüedad Lujanense (Pleistoceno tardío-Holoceno temprano), y muestra una amplia distribución geográfica, ya que se

extiende desde los 26°41'S (Avia Terai, Chaco) hasta los 38°44'S (Bahía Blanca, Buenos Aires), y desde los 57°33'O (Mar del Plata, Buenos Aires) hasta los 65°16'O (Tafí Viejo, Tucumán)

Fuera del actual territorio de la Argentina, *Hoplophorus euphractus* parece ser un taxón adaptado a ambientes más cálidos, húmedos y estables que las especies sincrónicas de Argentina, como se ha inferido para el Pleistoceno del Estado de Minas Gerais, Brasil; además, presenta varias autapomorfias y probablemente la retención de ciertas plesiomorfias. Esta especie ha sido también reportada por Takai *et al.* (1982) para el Pleistoceno del valle de Tarija, Bolivia, pero sin dar mayores precisiones al respecto. En este contexto, no sería descartable que este taxón represente una radiación temprana de los Hoplophorinae Hoplophorini que se mantuvo en latitudes más bajas. La presencia del género *Hoplophorus* ha sido también mencionada para el sector occidental de Amazonia, en la región de los ríos Juruá y Ucayali, Brasil (Paula Couto, 1983; Renzi, 2000), aunque el material nunca fue figurado y tampoco cuenta con número de repositorio.

La situación de *H. echazui* permanece incierta por el momento, hasta tanto no se efectúen nuevos hallazgos que puedan confirmar o refutar la validez de este taxón. A esto debe sumársele la particular problemática estratigráfica existente en el Pleistoceno del Valle de Tarija (ver, entre otros, Oppenheim, 1943; Marshall y Sempere, 1991; Suárez Montero, 1996), que dificulta la valoración de la extensión temporal del género.



## 7. CONCLUSIONES

### A) Nomenclaturales

El análisis nomenclatural efectuado en esta contribución ha demostrado que el nombre válido para la subfamilia y la tribu es Hoplophorinae Huxley, 1864 (=Sclerocalyptinae Ameghino, 1895) y Hoplophorini Huxley, 1864 (=Sclerocalyptini Ameghino, 1895). De igual modo, *Sclerocalyptus* Ameghino, 1891 es un sinónimo posterior objetivo de *Hoplophorus* Lund, y por lo tanto un término no válido. Este debe ser reemplazado por *Neosclerocalyptus* Paula Couto, 1957.

En este sentido, el uso prolongado de Glyptodontidae Gray, 1869 por sobre Hoplophoridae Huxley, 1864 justifica su mantenimiento en carácter de *nomen protectum* (ICZN, 1999, Art. 23.9).

### B) Taxonómicas

De acuerdo con el análisis sistemático y filogenético llevado a cabo en este estudio se reconocen como válidos tres géneros de Hoplophorinae Hoplophorini que, del más antiguo al más moderno, son:

- 1) *Eosclerocalyptus* (=Hoplophractus =Eosclerophorus) incluye tres especies válidas: *E. proximus*, *E. tapinocephalus* y *E. lineatus*.
- 2) *Neosclerocalyptus* (=Sclerocalyptus = Isolinia =Chacus) cuenta con cuatro especies: *N. pseudornatus*, *N. ornatus*, *N. gouldi* y *N. paskoensis*.
- 3) El género *Hoplophorus* incluye una especie bien caracterizada: *H. euphractus*.

### C) Filogenéticas y anatómicas

Como se ha mencionado, los Glyptodontidae Hoplophorinae constituyen una agrupación de taxones que presentan una gran heterogeneidad morfológica. Algunas tribus (e.g. Lomaphorini, Neothocoraphorini) están compuestas por especies mal caracterizadas, definidas muchas veces sobre la base de pequeños fragmentos de la coraza dorsal, o incluso placas aisladas, con una concepción sistemática de índole puramente tipológica/morfológica, mientras que otras (e.g. Plohophorini) parecen constituir grupos no naturales. Asimismo, la atribución de especies a géneros ya reconocidos no se ha hecho siempre contando siquiera con un fundamento mínimo (e.g. "*Hoplophorus*" *versus* Ameghino, 1889; *Pseudoneothocoraphorus depressus* (Castellanos 1951 b)).

De acuerdo con lo expuesto, el estado actual del conocimiento resulta insuficiente para plantear adecuadamente hipótesis filogenéticas integrales acerca de los Hoplophorinae. Estas hipótesis no podrían ser aún puestas a prueba hasta que nuevos hallazgos permitan mejorar ostensiblemente la caracterización anatómica de las numerosas especies reconocidas. Como consecuencia, una de las hipótesis filogenéticas propuestas –“Los Hoplophorini constituyen el grupo hermano del conjunto de las restantes tribus de Hoplophorinae (Palaehoplophorini, Lomaphorini, Panochthini, Plohophorini, Neuryurini y Neothoracophorini)”- no pudo ser puesta a prueba.

Desde una perspectiva anatómica los Hoplophorinae Hoplophorini son Glyptodontidae post-Santacrucenses que conservan un gran número de caracteres primitivos a nivel de los osteodermos de la coraza dorsal y de los anillos caudales, dentición y esqueleto apendicular: **a)** la ornamentación de la coraza dorsal conserva el primitivo patrón en roseta, muy similar al de los Propalaehoplophorinae, consistente en una figura central rodeada por una serie de figuritas periféricas más pequeñas. Los surcos que separan la figura central de las periféricas y éstas entre sí, están apenas delineados, son muy estrechos y con los bordes de sección transversal parabólica. A esto debe sumarse que la superficie expuesta de los osteodermos es prácticamente lisa. En los Glyptodontinae la sección del surco es cuadrangular, con los lados casi verticales, un fondo amplio y cercanamente plano. Además, la superficie expuesta de las placas es rugosa, con numerosos accidentes y puntuaciones; **b)** los dos primeros molariformes inferiores y superiores se caracterizan por su notable simplicidad, ya que incluso en las taxones más derivados el primero y el segundo conservan una sección subcircular y de morfología conservadora, afín a la de los Propalaehoplophorinae; **c)** el húmero muestra gran similitud con el de *Propalaehoplophorus*, con la diáfisis de conformación prismática-triangular y gran desarrollo de la impresión deltoidea, particularmente a nivel de su borde posterior que es muy convexo; **d)** la epífisis distal conserva el foramen entepicondiliano; **e)** el fémur presenta el trocánter mayor ubicado más proximalmente que la cabeza femoral; **f)** a nivel de la coraza caudal, los anillos presentan el mismo patrón de ornamentación que en los Propalaehoplophorinae.

El análisis cladístico realizado sugiere que los Glyptodontidae Hoplophorini pueden ser considerados como un grupo natural. La monofilia de este grupo está soportada por seis caracteres de diferentes estructuras anatómicas: craneanos, dentarios, de la coraza dorsal, del tubo caudal y por un mismo tipo de ornamentación presente en

estas dos últimas estructuras. La ubicación de *H. euphractus* dentro del cladograma (así como una evaluación general de sus caracteres anatómicos) sugiere que este taxón, que presenta un alto número de autapomorfias, habría tenido una historia evolutiva muy peculiar, que puede remontarse probablemente hasta el Mioceno tardío. El estudio anatómico comparado de este peculiar taxón en relación a los taxones de las restantes tribus de Glyptodontidae Hoplophorinae también sustenta su inclusión dentro de la tribu Hoplophorini. No obstante, es evidente que *Hoplophorus* es un género muy peculiar, y no se puede descartar que un análisis filogenético basado en otro tipo de evidencia empírica que la utilizada aquí conlleve un resultado distinto.

#### D) Cronológicas

En función del análisis sistemático realizado y propuesto en esta contribución, los rangos estratigráficos de los taxones reconocidos son los siguientes:

- a) *Eosclerocalyptus* tiene un biocrón acotado al Huayqueriense-Montehermosense (Mioceno tardío-Plioceno temprano; *ca.* 8.7-3.9 Ma). *E. tapinocephalus* se encuentra limitado al Huayqueriense (Mioceno tardío; *ca.* 8.7-6.8 Ma), mientras que *E. proximus* abarca, en principio, las Edades Huayqueriense-Montehermosense (“Araucanense”). Por último, *E. lineatus* es la especie más tardía del género, acotada al Montehermosense (Mioceno tardío-Plioceno temprano; *ca.* 6.8-3.9 Ma).
- b) *Neosclerocalyptus* es un género limitado al Plioceno tardío-Holoceno temprano (*ca.* 1.8-0.008 Ma). De las cuatro especies, *N. pseudornatus* es la de registro más temprano, ya que tienen su biocrón restringido al Ensenadense temprano-medio, entre los 1.7 y 0.98 Ma. La otra especie ensenadense, *N. ornatus*, es más reciente, estando su rango estratigráfico delimitado al Ensenadense tardío, en alrededor de 0.98 a 0.50 Ma. *N. gouldi* n. sp. es la única especie bonaerense (Pleistoceno medio-Pleistoceno tardío; *ca.* 0.50-0.13 Ma). La especie más derivada del género es *N. paskoensis*, de exclusiva antigüedad lujanense (Pleistoceno tardío-Holoceno temprano; *ca.* 0.13-0.008 Ma).
- c) *Hoplophorus* es un taxón que posee un rango estratigráfico concreto hasta el momento restringido al Pleistoceno tardío, en tanto *H. euphractus* está circunscripto, en principio, al Lujanense (0.13-0.008 Ma). Sin embargo, si *H. echazui* (que es una especie de dudosa validez y que posee una procedencia

estratigráfica también incierta dada la particular problemática geológica planteada en la región del valle de Tarija, Bolivia) fuera una especie válida y proveniente de niveles indudablemente ensenadenses de Tarija, entonces *Hoplophorus* tendría un rango estratigráfico similar al de *Neosclerocalyptus*, que incluye la mayor parte del Pleistoceno

### E) Paleobiogeográficas

La historia biogeográfica de los Hoplophorinae Hoplophorini está restringida al extremo sur de América del Sur, abarcando los actuales territorios de Argentina, Uruguay, Bolivia, Paraguay y Brasil.

- a) *Eosclerocalyptus* es un género sólo presente en Argentina, cuya distribución abarca las regiones centro-Este, centro y noroeste de Argentina. Así, *E. tapinocephalus* ha sido exhumado en la provincia de Buenos Aires, en tanto que *E. proximus* se distribuye en las provincias de Catamarca, Tucumán y Santiago del Estero. Por último, *E. lineatus* se encuentra en el sector centro-Este de la provincia de Buenos Aires.
- b) *Neosclerocalyptus* es un género que tiene registros en Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina, pero sólo los de este último país han podido ser identificados, por ser los más completos. *N. pseudornatus* está limitado, por el momento, al centro-Este de la provincia de Buenos Aires, mientras que *N. ornatus* ha sido exhumado de las provincias de Buenos Aires y Santa Fe. *N. gouldi* n. sp. ha sido sólo hallado en la provincia de Buenos Aires, y *N. paskoensis* está ampliamente distribuido en Argentina.
- c) *Hoplophorus* tiene su distribución limitada al Estado de Minas Gerais, Brasil (*H. euphractus*), a Tarija, en el sur de Bolivia (*H. echazui?*), y probablemente al sector occidental de Amazonia (*Hoplophorus?*).

### F) Paleoambientales y paleoclimáticas

Los Hoplophorinae Hoplophorini, especialmente algunos de los pleistocenos (como *Neosclerocalyptus*), son buenos indicadores paleoambientales y en la determinación de áreas biogeográficas; sin embargo, el presente estudio ha demostrado que la hipótesis original –“Los Hoplophorini son gliptodontes que están relacionados a ambientes áridos o semiáridos”- resulta parcialmente refutada debido a que la evidencia disponible sugiere que al menos un taxón, *Hoplophorus euphractus* (Pleistoceno tardío

de Brasil), pudo haber habitado bajo condiciones climático-ambientales más húmedas y cálidas que aquellas frías y áridas inferidas para la región Pampeana y centro-Norte de Argentina. A esto se suma que otras dos especies, *E. proximus* y *E. lineatus*, habrían habitado bajo condiciones climáticas semejantes a las de la actual región Chaqueña.

Efectivamente, en tanto que el área de distribución de *E. tapinocephalus* (sector Central de la actual región Pampeana) estuvo caracterizada por un claro predominio de ambientes abiertos, en el caso de *E. proximus*, hasta ahora endémico del Noroeste de Argentina, el área en cuestión parece haber poseído ciertas peculiaridades biogeográficas y condiciones climáticas semejantes a las presentes hoy en el dominio Chaqueño, esto es, áreas abiertas y parcialmente arboladas, caracterizadas por una marcada estacionalidad. En cuanto a *E. lineatus*, especie de la cual se han dado a conocer restos procedentes de la Formación Monte Hermoso (Zurita y Tomassini, 2006), los vertebrados exhumados de dicha unidad indicarían, para el lapso en cuestión, condiciones climáticas similares a las presentes actualmente en la región Chaqueña.

*Neosclerocalyptus* es un taxón claramente adaptado a los ambientes abiertos de pastizales de climas áridos o semiáridos y fríos del Pleistoceno. Sus registros son abundantes en la región Pampeana y el centro-Norte de Argentina, pero es muy escaso en áreas más húmedas y cálidas (e.g. región Mesopotámica de Argentina, Uruguay y Brasil).

A menores latitudes, *Neosclerocalyptus* es reemplazado por *Hoplophorus*, un taxón que parece haber habitado en ambientes abiertos o semiforestados, un poco más húmedos y cálidos que aquellos inferidos para la región Pampeana.

## 9. BIBLIOGRAFÍA

- Alberdi, M. T., Cartelle, C. y Prado, J. L. 2003. El registro pleistoceno de *Equus* (*Amerhippus*) e *Hippidion* (Mammalia, Perisodactyla) de Brasil. Consideraciones paleoecológicas y biogeográficas. *Ameghiniana* 40 (2): 173-196.
- Alcaraz, M. A. y Zurita, A. E. 2004. Nuevos registros de cérvidos poco conocidos: *Epieuryceros cf. proximus* Castellanos y *Antifer* sp. (Mammalia, Artiodactyla, Cervidae). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 6 (1): 41-48.
- Alexander, R. M., Fariña, R. y Vizcaíno, S. F. 1999. Tail blow energy carapace fractures in a large glyptodont (Mammalia, Xenarthra). *Zoological Journal of the Linnean Society* 126: 41-49.
- Álvarez, B. B. 1974. Los mamíferos fósiles del Cuaternario de Arroyo Toropí, Corrientes, Argentina. *Ameghiniana* 11 (3): 295-311.
- Ameghino, F. 1883. Sobre una colección de mamíferos fósiles del piso mesopotámico de la Formación patagónica, recogidos en las barrancas del Paraná por el Profesor Pedro Scalabrini. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias*, Córdoba 5: 1-116.
- Ameghino, F. 1885. Nuevos restos de mamíferos fósiles oligocenos recogidos por el Profesor Pedro Scalabrini y pertenecientes al Museo Provincia de la ciudad de Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias*, Córdoba 8: 5-207.
- Ameghino, F. 1887. Apuntes preliminares sobre algunos mamíferos fósiles nuevos de la República Argentina: 1-17. P. E. Coni, Buenos Aires.
- Ameghino, F. 1888. Rápidas diagnosis de algunos mamíferos fósiles nuevos de la República Argentina: 1-17. P. E. Coni. Buenos Aires.

- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 6: 1-1027.
- Ameghino, F. 1891. Mamíferos y aves fósiles argentinas. Especies nuevas, adiciones y correcciones. *Revista Argentina de Historia Natural* 1 (4): 240 – 259.
- Ameghino, F. 1895. Sur les édentés fossiles de l' Argentine (Examen critique, révision et correction de l' ouvrage de M. R. Lydekker "The extinct Edentates of Argentina"). *Revista del Jardín Zoológico de Buenos Aires* 3: 97-192.
- Ameghino, F. 1906. Les formations sédimentaires du Crétacé supérieur et du Tertiaire de Patagonie, avec un parallèle entre leurs faunes mammalogiques et celles de l' ancien continent. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural* XV (8): 1-568. Buenos Aires.
- Ameghino, F. 1908. Las formaciones sedimentarias de la región Litoral de Mar del Plata y Chapalmalal. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 3 (10): 343-428.
- Ameghino, C. 1919. Sobre mamíferos fósiles del Piso Araucanense de Catamarca y Tucumán. *1º Reunión Nacional de la Sociedad Argentina de Ciencias Naturales, Actas*: 151-152 + Láminas III y VII.
- Aramayo, S. y Zurita, A. E. 2005. Un nuevo ejemplar de *Eosclerocalyptus tapinocephalus* (Xenarthra, Glyptodontidae) del Mioceno de la provincia de Buenos Aires. *4º Jornadas Paleontológicas Regionales*, resúmenes: 17. Punta Alta, Buenos Aires.
- Archuby, F. 1998. Alometría de los huesos largos de *Toxodon platensis* (Notoungulata) y *Macrauchenia patachonica* (Litopterna). Implicancias en su locomoción. *7º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, resúmenes: 101. Bahía Blanca, Argentina.

- Argarañaz, B. y Piña, C. I. 2000. Quelonios de la Formación Ituzaingó (Mioceno superior-Plioceno), en Villa Urquiza, Entre Ríos, Argentina. *Revista del Instituto Superior de Correlación Geológica. Serie Correlación Geológica* 14: 239-244.
- Arias, J. E., Alonso, R. y Malanca, S. 1978. Un Glyptodontoideo de la Formación Piquete (Grupo Orán), provincia de Jujuy, República Argentina. *Revista del Instituto de Ciencias Geológicas* 3: 175-188.
- Arnedo, M. A. 1999. Cladismo: la reconstrucción filogenética basada en parsimonia. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 26: 57-84.
- Asby, M. L., Clef, A., Fournier, M., Servant, M., Sifeddine, A., Ferreira da Silva, M., Soubies, F., Suguio, K., Tucq, B., Van der Hammen, T. 1991. Mise en evidence de quatre phases d'ouverture de la foret dense dans le sud-est de l' Amozonie au cours des 60.000 dernieres années. Première comparaison avec d' autres regions tropicales. *C. R. Acad. Sci. Paris* 321 (2): 673-678.
- Báez, A. M. 1986. El registro terciario de los anuros en territorio argentino: una reevaluación. 4° *Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Actas* 2: 107- 118.
- Behling, H. 2001. Late Quaternary vegetational and climate dynamics in southern Brazil. *Gayana Botánica* 58 (1) 47-101.
- Behling, H. y Negrelle, R. R. B. 2001. Tropical rain forest and climate dynamics of the Atlantic lowland, Southern Brazil, during the Late Quaternary. *Quaternary Research*, 56: 383-389.
- Bidegain, J. C. 1991. Sedimentary development, magnetostratigraphy and sequence of events of late Cenozoic in Entre Ríos and surrounding areas in Argentina. *Paleogeophycis & Geodynamics*, Department of Geology and Geochemistry. Stockholm Univ., Sweden, 128 pp.



- Bidegain, J. C., Martínez, G. A., Osterrieth, M. L., Van Velzen, A. 1998. Magnetoestratigrafía de la secuencia Cenozoica tardía de Camet (Norte de Mar del Plata), provincia de Buenos Aires. *5° Jornadas Geológicas y Geofísicas Bonaerenses, Actas*: 235-238.
- Bidegain, J. C., Osterrrieth, M., Martínez, G. y Rico, Y. 2003. Geología y registros magnéticos en la localidad de Camet: correlación con perfiles complementarios de Arroyo La Tapera y Santa Clara del Mar. *1° Jornadas de Geología del Cuaternario, Paleomagnetismo y Magnetismo ambiental*, edición electrónica de Actas: 1-11.
- Bobbio, M. L., Devicenzi, S. M., Orgeira, M. J. y Valencio, D. A. 1986. La magnetoestratigrafía del “Ensenadense” y “Bonaerense” de la Ciudad de La Plata (excavación nuevo teatro Argentino): su significado geológico. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 41 (1-2): 7-21.
- Bobe Quinteros, R., Behresmeyer, A. K. Y Carrasco-Ormazábal, G. 2004. Paleoclima y evolución faunística en el Plio-Pleistoceno de Africa y América del Sur. *Ameghiniana* 41 (4): 641-649.
- Bombin, M., 1976. Modelo Paleoecológico-evolutivo para o Neoquaternário da regioa da Campanha- Oeste do Rio Grande do Sul (Brasil). A Formação Touro Passo, seu conteúdo fossilífero e a pedogénese pós-deposicional. *Comunicações do Museu de Ciencias da PUCRGs* 15: 1-90.
- Bonadonna, F. P. y Alberdi, M. T. 1987. The N/Q boundary at 1.64 Ma?. *Mediterranean Ser. Geol.* 6: 115-130.
- Bonaparte, J. 1960. La sucesión estratigráfica de Monte Hermoso (Prov. de Bs. Aires). *Acta Geológica Lilloana* 3: 273-287.
- Bonaparte, J. y Bobovnikov, J. 1974. Algunos fósiles pleistocénicos de la provincia de Tucumán y su significado estratigráfico. *Acta Geológica Lilloana* 11/12: 169-188.

- Bond, M. 1986. Los ungulados fósiles de Argentina: evolución y paleoambientes. 4º *Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Actas 2*: 173- 185.
- Bond, M. 1999. Quaternary native ungulates of southern South American. A synthesis. En: Rabassa, J., Salemme, M. (eds.), *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula 12*: 177-205.
- Bond, M., Cerdeño, E. P., López, G. 1995. Los Ungulados nativos de América del Sur. En: Alberdi, M.T., Leone, G., Tonni, E.P. (eds.), *Evolución climática y biológica de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*. Monografías CSIC 12: 259-275. Madrid.
- Bondesio, P. 1985. Un Nuevo roedor Cardiatheriinae (Hidrochoeridae) del Departamento de Belén, provincia de Catamarca. Inferencias paleoambientales y probable edad de los sedimentos portadores. *Ameghiniana* 21 (2): 280-284.
- Bondesio, P., Laza, J. H., Scillato-Yané, G. J., Tonni, E. P. y Vucetich, M. G. 1980 (a). Estado actual del conocimiento de los vertebrados de la Formación Arroyo Chasicó (Plioceno temprano) de la provincia de Buenos Aires. 2º *Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y 1º Congreso Latinoamericano de Paleontología, Actas 3*: 101-127.
- Bondesio, P., Rabassa, J., Pascual, R., Vucetich, M. G. y Scillato-Yané, G. J. 1980 (b). La Formación Collón-Curá de Pilcaniyeu Viejo y sus alrededores (Río Negro, República Argentina). Su antigüedad y las condiciones ambientales según su distribución, su litogenésis y sus vertebrados. 2º *Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y 1º Congreso Latinoamericano de Paleontología, Actas 3*: 85-99.
- Bossi, G. E. y Gavrilloff, I. J. C. 1998. Terciario: Estratigrafía, Bioestratigrafía y Paleogeografía. En: Gianfransisco, M., Puchulu, M. E., Durango de Cabrera, J. y

- Aceñolaza, G. F. (eds.), *Geología de Tucumán*. Publicación Especial Colegio de Graduados de Ciencias Geológicas de Tucumán, pp. 87-108.
- Bossi, G. E., Muruaga, C. M., Sanagua, J. G., Hernando, A. y Ahumada, A. L. 1987. Geología y estratigrafía de la cuenca neógena Santa María-Hualfín (Deptos. Santa María y Belén, provincia de Catamarca). 12° *Congreso Geológico Argentino* y 2° *Congreso de Explotación de Hidrocarburos*, *Actas* 2: 156-165
- Bossi, G. E. y Palma, R. M. 1982. Reconsideración de la Estratigrafía del Valle de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina. 5° *Congreso Latinoamericano de Geología*, *Actas* 1: 155-172.
- Burmeister, H. 1864. Noticias preliminares sobre las diferentes especies de *Glyptodon* en el Museo Público de Buenos Aires. *Anales del Museo Público de Buenos Aires* 1 (1): 71-85.
- Burmeister, H. 1871. Descripción del género *Hoplophorus*. Monografía de los Gliptodontes en el Museo Público de Buenos Aires. *Anales del Museo Público de Buenos Aires* 2 (2): 157-226.
- Bush, M. B. y Colinvaux, P. A. 1988. A 7,000-year pollen record from Amazona lowland, Ecuador. *Vegetatio* 76: 141-154.
- Bush, M. K., Colinvaux, P. A., Wiemann, M. C., Piperno, D. y Liu, K. 1990. Late Pleistocene Temperature Depression and Vegetation Change in Ecuadorian Amazonia. *Quaternary Research* 34: 330-345.
- Butler, R. F., Marshall, L. G., Drake, R. E. y Garniss, H. C. 1984. Magnetic polarity stratigraphy and  $^{40}\text{K}$ - $^{40}\text{Ar}$  dating of Late Miocene and Early Pliocene continental deposits, Catamarca Province, NW Argentina. *Journal of Geology* 92: 623-636.
- Cabrera A. 1939. Sobre vertebrados fósiles del Plioceno de Adolfo Alsina. *Revista del Museo de La Plata (Nueva Serie)* 2 (6): 3-35. La Plata.

- Cabrera A. 1944. Los Gliptodontoideos del Araucaniano de Catamarca. *Revista del Museo de La Plata (Nueva Serie)* 3 (15): 5-76. La Plata.
- Cabrera, A. L. y Wiillink, A. 1973. Biogeografía de América Latina. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, 122 pp. Washington.
- Carignano, C. A. 1996. Evolución geomorfológica de las planicies en la provincia de Córdoba durante el Pleistoceno superior. *Revista del Instituto de Geología y Minería* 11 (1): 7-26
- Carlini, A. A. y Scillato-Yané, G. J. 1993. Origin and evolution of the “Glyptodontoids”. *Journal of Vertebrate Palaeontology* 13, supplement 3: 28 A.
- Carlini, A. A. y Scillato-Yané, G. J. 1999. Evolution of Quaternary Xenarthrans (Mammalia) of Argentina In: Rabassa, J. y Salemme, M. (eds.), *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12: 149-175.
- Carlini, A. A., Scillato-Yané, G. J., Noriega, J. I. y Aceñolaza, F. 2000. Perezosos terrestres (Xenarthra, Tardigrada) del “Mesopotamiense” (Fm. Ituzaingó, Mioceno tardío-Plioceno temprano) de la provincia de Entre Ríos, Argentina. *Studia Geológica Salmaticensis* 36: 13-27.
- Carlini, A. A. y Tonni, E. P. 2000. Mamíferos Fósiles del Paraguay. Cooperación Técnica Paraguayo-Alemana. Proyecto Sistema Ambiental del Chaco-Proyecto Sistema Ambiental Región Oriental, 108 p. Buenos Aires.
- Carlini, A. A., Tonni, E. P. y Noriega, J. I. 2002. El primer registro paleontológico del lutrino gigante *Pteronura* (Carnívora, Mustelidae) en la Argentina. Su importancia paleobiogeográfica. *1º Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*, resúmenes: 25.

- Carlini, A. A., Vizcaíno, S. F., Scillato-Yané, G. J. 1997. Armored Xenarthrans: A Unique Taxonomic and Ecologic Assemblage. In: R. F. Kay, R. L. Cifelli, J. J. Flynn and R. H. Madden (eds.), *Vertebrate Paleontology of the Miocene Honda Group, Republic of Colombia*. Smithsonian Institution Press 13: 213-226.
- Carlini, A. A., Zurita, A. E., Gasparini, G. M. y Noriega, J. I. 2004. Los mamíferos del Pleistoceno de la Mesopotamia argentina y su relación tanto con aquellos del Centro-Norte de la Argentina, Paraguay, sur de Bolivia, como con los del sur de Brasil y oeste de Uruguay: Paleobiogeografía y Paleoambientes. *Revista del Instituto Superior de Correlación Geología (Misceláneas)* 12: 5-12
- Carlini, A. A., Zurita, A. E., Scillato-Yané, G. J., Miño-Boilini, A. y Lutz, A. I. 2005. *Scelidodon* Ameghino (Tardigrada, Scelidotheriinae) del Lujanense (Pleistoceno tardío) de Corrientes, Argentina. *16° Congreso Geológico Argentino, Actas IV*: 255-260.
- Cartelle, C. y De Iuliis, G. 1995. *Eremotherium laurillardii*: The Panamerican Late Pleistocene Megatheriid Sloth. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15 (4): 830-841.
- Cartelle, C. y Lessa, G. 1988. Presença de *Myocator coypus* (Molina, 1782), Rodentia, Myocatoridae, do Pleistoceno final-Holoceno no centro-oeste da Bahia, Brasil. *11° Congresso Brasileiro de Paleontologia, Actas 1*: 583-591.
- Castellanos, A. 1925. Descripción de un tubo caudal de *Sclerocalyptus matthewi* n. sp. (descubierto en el Pampeano inferior del valle de los Reartes, sierras de Córdoba). *Revista de la Universidad Nacional de Córdoba* 10-12: 1-54.
- Castellanos, A. 1926. Sobre un nuevo gliptodóntido chapadmalense. *Urotherium simplex* n. gen. n. sp. y las formas afines. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural "Bernardino Rivadavia"* 60: 263-278. Buenos Aires.

- Castellanos, A. 1927. Descripción de un fragmento de tubo caudal de un nuevo doedicurino en relación con sus géneros afines. *Anales del Museo de Historia Natural de Montevideo* 2 (2): 265-300, láms. 9-11.
- Castellanos, A. 1932. Nuevos géneros de gliptodontes en relación con su filogenia. *Physis* 11 (38): 92-100.
- Castellanos, A. 1940. A propósito de los géneros *Plohophorus*, *Nopachthus* y *Panochthus*. *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología*, 1 (6): 1-279, figs. 1-82.
- Castellanos, A. 1941. A propósito de los géneros *Plohophorus*, *Nopachthus* y *Panochthus*. *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología*, 2 (8): 279-418, figs. 83-169.
- Castellanos, A. 1942. A propósito de los géneros *Plohophorus*, *Nopachthus* y *Panochthus*. *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología*, 3 (11): 418-592, figs. 170-241.
- Castellanos, A. 1944. Paleontología estratigráfica de los sedimentos neógenos de la provincia de Córdoba. *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología* 23: 1-47
- Castellanos, A. 1946 (a). Una nueva especie de Clamiterio: *Vasallia máxima* n sp. *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología* 26: 1-46.
- Castellanos, A. 1946 (b). Un nuevo gliptodontoideo del Araucanense del Valle de Yocavil (Santa María) de la provincia de Tucumán. *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología* 27: 1-20
- Castellanos, A. 1947. Nuevos restos de coraza de los géneros “*Proeuphractus*” y “*Macroeuphractus*” Ameghino descubiertos en el “Araucanense” del Valle de Yocavil (provincias de Catamarca y Tucumán). *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología*. 32: 1-44 + 9 láms.

- Castellanos, A. 1948. Um novo Esclerocaliptino. Departamento Nacional da Produção Mineral. Divisão de Geologia e Mineralogia. *Notas Preliminares e Estudos* 47: 1-13.
- Castellanos, A. 1949. Nuevos restos del género *Stromaphoropsis* Kraglievich del Uruguay. *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología*. 37: 1-48+ 16 figs.
- Castellanos, A. 1951(a). Acotaciones al género *Neothocoraphorus* Ameghino. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 6 (1): 63-82, figs. 1-6.
- Castellanos, A. 1951(b). Un nuevo género de esclerocaliptino ("*Isolinia*") descubierto en el Araucaniano del valle de los Reartes (sierras de Córdoba). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 6 (2): 95- 100.
- Castellanos, A. 1953(a). Determinación de las especies de *Stromaphoropsis* Kraglievich. *Anales del Museo de Historia Natural de Montevideo* (6) 3: 1-23 + 25 figs.
- Castellanos, A. 1953(b). Descripción de restos de *Paraglyptodon uquiensis* n. sp. de Uquía (Senador Pérez) de Jujuy. *Memorias del Museo de Entre Ríos. Ciencias Naturales-Antropología-Industria (Paleontología)* 32: 1-28 + 6 figs.
- Cave, A. J. E. 1942. Museum Royal College of Surgeons of England. Scientific Report for the year 1940-1941: 3-16. London.
- Chebli, G. A., Mozetic, M. E., Rosello, E. A. y Bühler, M. 1999. Cuencas sedimentarias de la llanura Chacopampeanas. En: *Geología Argentina* (ed. Caminos, R.), Anales 29 (20): 627-644.
- Chiesa, J., Lucero N. y Strasser E. 2005. Sclerocalyptinae En La Depresión De Conlara. San Luis, Argentina. 21° Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, resúmenes: 12-13.

- Chiesa, J. Tognelli, G., Strasser, E. y Prado, J. 2000. Paleomamíferos y paleoambiente cuaternario del este de la Depresión de Conlara, San Luis, Argentina. *Ameghiniana* 37 (4): 22R.
- Chorn, J. y Whetstone, K. N. 1978. On the use of the terms nomen vanum in taxonomy. *Journal of Palaeontology* 52: 494.
- Cione, A. L. y Tonni, E. P. 1995. Bioestratigrafía y cronología del Cenozoico de la región Pampeana. En: Alberdi, M. T., Leone, G. y Tonni, E. P. eds.), *Evolución biológica y climática de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Monografías CSIC 12: 47-74. Madrid.
- Cione, A. y Tonni, E. P. 1999. Biostratigraphy and chronological scale of upper-most Cenozoic in the Pampean Area, Argentina. En: Rabassa, J. y Salemme, M. (eds.), *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12: 23-51.
- Cione, A. L. y Tonni, E. P. 2001. Correlation of Pliocene to Holocene southern South American and european vertebrate-bearing units. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana* 40 (2): 167-173.
- Cione, A. L. y Tonni, E. P. 2005. Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico Superior de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *16° Congreso Geológico Argentino, Relatorio*: 183-200.
- Cione, A., Figini, A. J. y Tonni, E. P. 2001. Did the megafauna range to 4300 BP in South America?. *Radiocarbon* 43 (1): 69-75.
- Cione, A., Tonni, E. P. y Soibelzon, L. 2003. The Broken Zig-Zag: Late Cenozoic large mamad and tortoise extinction in South America. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 5 (1): 1-19.



- Cione, L. A., Tonni E. P., Bond M., Carlini A. A., Pardiñas, U. F., Scillato-Yané, G. J., Verzi, D. y Vucetich, M. G. 1999. Ocurrance charts of Pleistocene mammals in the Pampean area, eastern Argentina. En: Rabassa, J. y Salemme, M. (eds.), *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12: 53–59.
- Cione, A. L., Azpelicueta, M. M., Bond, M. Carlini, A. A., Casciotta, J. R., Cozzuol, M. A., de La Fuente, M., Gasparini, Z., Goin, F. J., Noriega, J. I., Scillato-Yané, G. J., Soibelzon, L., Tonni, E. P., Verzi, D. y Vucetich, M. G. 2000. Miocene vertebrates from Entre Ríos province, eastern Argentina. *Revista del Instituto Superior de Correlación Geológica. Serie Correlación Geológica* 14: 191-237.
- Clapperton, C. 1993. Nature of enviromental changes in South America at the Last Glacial Maximum. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaecology* 101: 189-208.
- Collantes, M., Powell, J. y Sayago, J. M. 1993. Formación Taif del Valle (Cuaternario superior) de Tucumán (Argentina): Litología, Paleontología y Paleoambientes. *12° Congreso Geológico Argentino y 2° Congreso de Exploración de Hidrocarburos, Actas* 2: 200-206.
- Cozzuol, M. A. 1993. El Mesopotamiense ¿Mezcla temporal o vía de dispersión?. *Ameghiniana* 30 (1): 103 R.
- Cruz, L. E. y Bargo, S. 2003. Mamíferos del Pleistoceno tardío-Holoceno temprano del departamento Río Cuarto, Córdoba. Importancia bioestratigráfica. *Ameghiniana* 40 (4): 83 R.
- De Queiroz, K. 1985. The ontogenetic method for determining character polarity and its relevance to phylonenetic systematics. *Sytstematic. Zoology* 34 (3): 280-299.
- Deschamps, C. M. y Tonni, E. P. 1992. Los vertebrados del Pleistoceno tardío del arroyo Napostá Grande, provincia de Buenos Aires. Aspectos paleoambientales. *Ameghiniana* 29 (3): 201-210.

- Doering, A. 1882. Informe oficial de la Comisión Científica agregada al Estado Mayor General de la Expedición al Río Negro, Entrega 3 (Geol.): 299-530. Buenos Aires.
- Downing, K. F. y White, R. 1995. The cingulates (Xenarthra) of the Leisey Shell Pit local fauna (Irvingtonian), Hillsborough County, Florida. *Bulletin of Florida Museum of Natural History* 37 II (12): 375-396.
- Duarte, R. G. 1997. Gliptodontes del Pleistoceno tardío de Aguas de las Palomas, Campo de Pucará, Catamarca, Argentina. Variaciones morfológicas del caparazón de *Glyptodon reticulatus* Owen, 1845. *Ameghiniana* 34 (3): 345-355.
- Duque Caro, H. 1990. Neogene stratigraphy, paleocenography and palaeobiology in Northwest South America and the evolution of the Panamá seaway. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 77: 203-234.
- Eco, U. 1999. Kant y el ornitorrinco. Editorial *Lumen*, 488 pp, Barcelona, España.
- Engelman, G. F. 1985. The phylogeny of the Xenarthra. En: GG Montgomery (ed.), *The evolution and ecology of armadillos, sloths and vermilingua*. Smithsonian Institution Press, Washington, pp. 51-64.
- Esteban, G. 1998. Paleontología de vertebrados y Edades mamíferos. En: Gianfransisco, M., Puchulu, M. E., Durango de Cabrera, J. y Aceñolaza, G. F. (eds.), *Geología de Tucumán*. Publicación Especial Colegio de Graduados de Ciencias Geológicas de Tucumán, pp. 105-109.
- Esteban, G. I. y Nasif, N. 1996. Nuevos Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) del Mioceno tardío del Valle del Cajón, Catamarca, Argentina. *Ameghiniana* 33 (3): 327-33.

- Esteban, G., Nasif, N., Montalvo, C. I. y Visconti, G. 2003. Nuevos registros de Dasypodidae (Xenarthra) en el Formación Cerro Azul (Mioceno tardío) de La Pampa, Argentina. *Ameghiniana* 40 (3): 495-499.
- Esteban, G., Sagayo, M. J., Powell, J. E. y Collantes, M. 1988. Bioestratigrafía de los depósitos cuaternarios de Tafi Viejo, provincia de Tucumán, Argentina. 5° *Congreso Geológico Chileno, Actas* 2: 121-136.
- Falkner, T. 1974. Descripción de la Patagonia y de las partes contiguas de la América del Sur. *Editorial Hachette, Colección "El pasado argentino" (2° edición)*: 1-174. Buenos Aires
- Fariña, R. 1981. Anatomía comparada de los tubos caudales de Plohophorini (Mammalia, Glyptodontidae) del Montehermosense de Uruguay. 2° *Congreso Latinoamericano de Paleontología, Anais* 2: 779-793.
- Fariña, R. A. 1985. Some functional aspects of mastication in Glyptodontidae. *Fortschritte der Zoologie* 30: 277-280.
- Fariña, R. A. 1988. Observaciones adicionales sobre la biomecánica masticatoria en Glyptodontidae (Mammalia, Edentata). *Boletín de la Sociedad Zoológica* 4: 5-9.
- Fariña, R. 1993. Análisis filogenético de Glyptodontia. *Ameghiniana* 30 (3): 329-330 R.
- Fariña, R. A. y Parietti, M. 1983. Uso del método RFTRA en la comparación de la morfología craneana en Edentata. 3° *Jornadas de Ciencias Naturales, resúmenes*: 106-108.
- Fariña, R. y Vizcaíno, S. F. 1999. A century after Florentino Ameghino: the palaeobiology of the Quaternary Land Mammal fauna of South America. En: Rabassa, J. y Salemme, M. ( eds.), *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12: 255-277.

- Fariña, R. y Vizcaíno, S. F. 2001. Carved teeth and strange jaws: How glyptodonts masticated. *Acta Paleontologica Polonica* 46 (2): 219-234.
- Farris, J. S. 1982. Outgroups and parsimony. *Systematic Zoology* 31: 328-334.
- Ferigolo, J. 1992. Nonhuman vertebrate paleopathology of some Brazilian Pleistocene mammals. In *Paleoepidemiologia e Paleopatologia*. Río de Janeiro: *Fiocruz*: 213-234.
- Ferigolo, J. 1993. Lesões pós-traumáticas em mamíferos do Pleistoceno Superior do Brasil. *Ameghiniana* 30 (1): 107.
- Fernicola, J. C. 2005. Análisis filogenético de la familia Glyptodontidae Gray. *Ameghiniana* 42 (4): 27R.
- Fernicola, J. C., Fariña, R. y Vizcaíno, S. F. 2002. Análisis filogenético de la familia Glyptodontidae Burmeister, 1879. *1° Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*, resúmenes: 32-33.
- Fidalgo, F., De Francesco, F. y Colado, U. 1973. Geología superficial en las hojas Castelli, J. M. Cobo y Monasterio (Provincia de Buenos Aires). *5° Congreso Geológico Argentino, Actas*: 27-39.
- Fidalgo, F., De Francesco, F. y Pascual, R. 1975. Geología superficial de la de la llanura bonaerense. *6° Congreso Geológico Argentino, Relatorio*: 103-189.
- Fidalgo, F., Porro, N. y Zucchi, P. J. 1966. Consideraciones geológicas, geomorfológicas e hidrológicas del área de laguna del Venado, Chasicó y Alsina en Convenio Riqueza Agrícola (2 etapa). Dirección de recursos pesqueros I. La Plata.
- Fidalgo, F., Tonni, E.P., 1978. Aspectos paleoclimáticos del Pleistoceno tardío-Reciente en la provincia de Buenos Aires. *2° Reunión informativa del Cuaternario bonaerense*, resúmenes: 21-28.

- Fidalgo, F. y Tonni, E. P. 1982. Observaciones geológicas y paleontológicas en las “Barrancas de Monte Hermoso” (Provincia de Buenos Aires). *3° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, resúmenes: 16-17.
- Fidalgo, F. y Tonni, E. P. 1983. Geología y paleontología de los sedimentos encauzados del Pleistoceno tardío y Holoceno en Punta Hermengo y Arroyo Las Brusquitas (Partido de General Alvarado y General Pueyrredón, Provincia de Buenos Aires). *Ameghiniana* 20 (3-4): 281-296.
- Figini, A. J., Carbonari, J. E., Gómez, G.J., Tonni, E. P., Fidalgo, F. 1987. Datación radiocarbónica de restos óseos de la Formación La Postrera en el Partido de Lobería, provincia de Buenos Aires, Argentina. *10° Congreso Argentino Geológico Argentino, Actas* 185-188.
- Flynn, J. J. y Swisher, C. C. 1995. Cenozoic South American Land Mammals Ages: correlations to global geochronologies. *SEPM Special Publication* 54: 317-333.
- Franchi, M., Nulo, F. E., Sepúlveda, E. G. y Ulliana, M. 1984. Las sedimentitas terciarias. In: V. A. Ramos (ed.), *Geología y Recursos Naturales de la provincia de Río Negro*. *9° Congreso Geológico Argentino, Relatorio* 1 (9): 215-266.
- Frenguelli, J. 1921. Los terrenos de la costa Atlántica en los alrededores de Miramar (provincia de Buenos Aires) y sus correlaciones. *Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 24: 325-485.
- Frenguelli, J. 1928. Observaciones geológicas en la región costera de la provincia de Buenos Aires. *Anales de la Facultad de Ciencias de la Educación (Universidad Nacional del Litoral)* 2: 1-145.
- Frenguelli, J. 1937. Investigaciones geológicas en la zona salteña del Valle de Santa María. *Obra del cincuentenario del Museo de La Plata (UNLP)* 2: 215-572.

- Frenguelli, J. 1957. Loess y limos pampeanos. Serie Técnica y didáctica n° 7. Universidad Nacional de La Plata, Argentina, 88 pp.
- Galvan, A. F. y Ruiz Huidobro, O. 1965. Geología del Valle de Santa María. Estratigrafía de las Formaciones Mesozoico-terciarias. *Acta Geológica Lilloana* 7: 217-230.
- Gasparini, Z. y Baéz, A. M. 1974. Aportes al conocimiento de la herpetofauna terciaria de la Argentina. *I Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Actas II*: 377-415.
- Gasparini, Z., de La Fuente, M. y Donadio, O. 1986. Los reptiles cenozoicos de la Argentina: implicancias paleoambientales y evolución biogeográfica. 4° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, *Actas* 2: 119-130.
- Gasparini, G. M. y Zurita, A. E. 2005. Primer registro fósil de *Tayassu pecari* (Link) (Mammalia, Artiodactyla) en la Argentina. *Ameghiniana* 42 (2): 473-480.
- Gavriloff, I. J. C. 2000. Las edades mamíferos como unidades cronoestratigráficas: la problemática del valle de Santa María, noroeste argentino. *Ameghiniana* 37 (4): 9-10 R.
- Gaudin, T. J. y Wible, J. R. 2006. The phylogeny of the living and extinct armadillos (Mammalia, Xenarthra, Cingulata): a craniodental analysis. In *Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds, and Reptiles* (M. T. Carrano, T. J. Gaudin, R. W. Blob, and J. R. Wible, eds.). University of Chicago Press, pp 153-198, Chicago.
- Gervais, H. y Ameghino, F. 1880. Los mamíferos fósiles de la América del Sur. Sabine Igon, 225 p. Paris- Buenos Aires.
- Gillette, D. D. y Ray, C. E. 1981. Glyptodonts of North America. *Smithsonian Contributions to Palaeobiology* 40: 1-251.

- Giraudó, A., 1997. El Concepto de especie. Parte I. *Natura Neotropicalis* 28 (2): 161-169.
- Goin, F. J., Montalvo, C. I. y Visconti, G. 2000. Los marsupiales (Mammalia) del Mioceno Superior de la Formación Cerro Azul (provincia de La Pampa, Argentina). *Estudios Geológicos* 56: 101-126.
- Glass, B. P. 1985. History of classification and nomenclature in Xenarthra (Edentata). En: G. Montgomery (ed.), *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths and Vermilingua*. Smithsonian Institution Press: 1-3. Washington and London.
- Goloboff, P.A., Farris, J.S., Källersjö, M., Oxelman, B., Ramírez M.J. y Szumik, C.A., 2003. Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics*, 19: 324–332.
- Goloboff, P.A., Farris, J.S., Nixon, K., 2004. TNT (Tree Analysis Using New Technology), Version 1. Published by the authors, Tucumán, Argentina.
- González, M. A. 1990. Probable evolución climática de la República Argentina durante el Pleistoceno tardío-Holoceno temprano. 2º Reunión PICG 281 “Climas cuaternarios de América del Sur”. Publicación Especial nº 2: 1-17.
- Gray, J. E. 1869. Catalogue of carnivorous, pachydermatous and edentate Mammalia in the British Museum. London, British Museum (Natural History) VII + 398 pp.
- Goya, F. y Tauber, A. 2001. Mamíferos cuaternarios de una pampa de altura (Pampa de San Luis), departamento Cruz del Eje, provincia de Córdoba. *Ameghiniana* 38 (4): 10R.
- Goya, F., Tauber, A. y Cabrera, M. C. 2003. Yacimiento de mamíferos pleistocenos de la pampa Vaca Corral, departamento Cruz del Eje, Córdoba. *Ameghiniana* 40 (4): 86R

- Guido, D. M., Barrio, R., Del Blanco, M. A. y Tessone, M. O. 1998. Geología y geoquímica de la sulfatera Chasilauquén, partido de Adolfo Alsina, provincia de Buenos Aires. *5° Jornadas Geológicas y Geofísicas Bonaerenses, Actas*: 217-224.
- Herbst, R. 2000. La Formación Ituzaingó (Plioceno). Estratigrafía y distribución. En: Aceñolaza, F. G. y Herbst, R. (eds.), *El Neógeno Argentino. Revista del Instituto Superior de Correlación Geológica. Serie Correlación Geológica* 14: 181-190.
- Herbst, R. y Santa Cruz, J. N. 1999. Mapa litoestratigráfico de la provincia de Corrientes. *D'Orbignyana* 2: 1-69.
- Herrera, C. y Ortiz, P. 2005. Nuevos registros de mamíferos para la Formación Andalhuala (Mioceno tardío-Plioceno), provincia de Tucumán. *Ameghiniana* 42 (4): 33R.
- Hevia, G. M. y Romero, J. M. 1999. Sistemática y Paleontología. En: Meléndez, B. (ed.), *Tratado de Paleontología*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas 5: 137-188. Madrid.
- Hillis, D. M., Huelsenbeck, J. P. y Cunnigham, C. W. 1994. Application and accuracy of molecular phylogenies. *Science* 264: 671-677.
- Hoffstetter, R., 1958. Xenarthra. In Piveteau, J. (ed.), *Traité de Paléontologie* (6) 2: 535-636.
- Hoffstetter, R. 1964. Les Glyptodontes du Pléistocène de Tarija (Bolivie). I. Genres *Hoplophorus* et *Panochthus*. *Bulletin de la Société Géologique de France* 7 (5): 126-133.
- Hoffstetter, R. 1968. Ñuapua, un gisement de vertébrés pléistocènes dans le Chaco Bolivien. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle (2° Série)* (40) 4: 823-836.



- Hoffstetter, R. 1969. Remarques sur la phylogénie et la classification des édentés xénarthres (Mammifères) actuels et fossiles. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle (2<sup>o</sup> serie)* 41 (1): 91-103.
- Hoffstetter, R. 1978. Une faune de Mammifères pléistocènes au Paraguay. *Comptes Rendus Sommaires des Séances de la Société Géologique de France* 1: 32-33.
- Hoffstetter, R. 1982. Les édentés xénarthres, un groupe singulier de la faune notropicale (origines, affinités, radiations adaptatives, migrations et extinctions). En: Gallitelli, E. M. (ed.), *Proceeding of the first International Meeting on "Paleontology, Essential of Historical Geology"*: 385-443. Paris, France.
- Huxley, T. H. 1864. On the osteology of the genus *Glyptodon*. *Proceedings of the Royal Society of London* 13:108.
- INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE. 1999. *International Code of Zoological Nomenclature* adopted by the XX General Assembly of the International Union of Biological Sciences. 1-306. International Trust for Zoological Nomenclature, London.
- Iriondo, M. 1980. El Cuaternario de Entre Ríos. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 11: 125-144.
- Iriondo, M. 1987. Geomorfología y Cuaternario de la provincia de Santa Fe (Argentina). *D`Orbignyana* 4: 1-54.
- Iriondo, M. 1988. Map of the South American plains- Its present state. En: Rabassa, J., Salemme, M. (eds.), *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 6: 297-308.
- Iriondo, M. 1991. El Holoceno en el Litoral. *Museo Ameghino (Santa Fe), publicación especial*, 40 pp.

- Iriondo, M. 1994. Los climas cuaternarios de la región Pampeana. *Comunicaciones del Museo Provincial de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino" (Nueva Serie)* 4 (2): 1-48.
- Iriondo, M. 1996. Estratigrafía del Cuaternario de la cuenca del río Uruguay. *13° Congreso Geológico Argentino y 3° Congreso de Explotación de Hidrocarburos, Actas* 4: 15-25.
- Iriondo, M. 1999 (a). Climatic changes in the South American plains: Records of a continent-scale oscillation. *Quaternary International* 57/58: 93-112.
- Iriondo, M. 1999 (b). El Cuaternario del Chaco y Litoral. En: R. Caminos, (ed.), *Geología Argentina*. Servicio Geológico Minero Argentino. Instituto de Geología y Recursos Minerales, Anales 29: 696-699.
- Iriondo, M y García, N. O. 1993. Climatic variations in the Argentine plains during the last 18.000 years. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 101: 209-220.
- Isla, F. I. y Dondas, A. 2001. Facies fluviales del Pleistoceno de Mar del Plata, Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 56 (3): 259-267.
- Kraglievich, L. 1932. Nuevos apuntes para la geología y paleontología uruguayas. *Anales del Museo de Historia Natural de Montevideo* (2) 3: 257-320.
- Kraglievich, L. 1934. La antigüedad pliocena de las faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal, deducidas de su comparación con las que le precedieron y sucedieron. Imprenta El Siglo Ilustrado: 1-133. Montevideo, Uruguay.
- Kraglievich, L. 1952. El perfil geológico de Chapadmalal y Miramar, Provincia de Buenos Aires. *Revista del Museo de Ciencias Naturales y Tradicionales de Mar del Plata* 1: 8-37

- Kröhling, D. M. 1998. Excursion Guide n° 2: North Pampa (Carcarañá river basin, Santa Fe province). Int. Joint Field Meeting "Loess in Argentina: Temperate and Tropical" (INQUA, PASH, CLIP, UNER), 33 p.
- Kröhling, D. M. e Iriondo, M. 1999. Upper Quaternary of the Mar Chiquita area, North Pampa, Argentina. *Quaternary International* 57/58: 149-163.
- Kröhling, D. M y Orfeo, O. 2002. Sedimentología de unidades loésicas (Pleistoceno tardío-Holoceno) del centro-sur de Santa Fe. *Revista de la Asociación Argentina de Sedimentología* 9 (2): 135-154.
- Kronberg, B. I. y Benchimol, R. E. 1993. Climate changes reflected in geochemistry and stratigraphy of Acre Basin sediments (Western Amazonia). In J. Rabassa y Salemme, M (eds.), *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 8: 191-199.
- Latorre, C., Quade, J. y McIntosh, W. C. 1997. The expansion of the C gases and global changes in the Late Miocene: Stable Isotope evidence from the Americas. *Earth and planet Sciences Letters* 146: 83-96.
- Locks, M., Soares, A. A., Beltrão, M. y Folly, F. 1999. Registro da infraorden Cingulata Illiger 1811 (Mammalia-Edentata) na região arqueológica de Central, Bahía, Brasil. *Ameghiniana* 36 (1): 105 R.
- Lund, P. W. 1839. Blik paa Brasiliens dyreverden för sidste jordomvæltning. Anden afhandling: Pattedyrene (Lagoa Santa d. 16de novbr. 1837). *Det kongelige Danske Videnskabernes Selskabs naturvidenskabelige og mathematiske Afhandlinger*, 8:61-144 (pp. 1-84, of separatum), pls. 1-13 + (1). Kjøbenhavn.
- Lydekker, R. 1887. Catalogue of the fossil Mammalia in the British Museum (Natural History) 5: 1-345. London.

- Lydekker, R. 1894. Contribution to a knowledge of the fossil vertebrates of Argentina.  
2. The extinct Edentates of Argentina . *Anales del Museo de La Plata (Paleontología)* 3: 1- 118.
- McCulloch, R. D., Bentley, M. J., Purves, R. S., Hulton, N. R. J., Sugden, D. E., Clapperton, C. M., 2000. Climatic inferences from glacial and palaeoecological evidence at the last glacial termination, southern South America. *Journal of Quaternary Science* 15 (4): 409-417.
- MacFadden, B. 2000. Middle Pleistocene climate change recorded in fossil mammal teeth from Tarija, Bolivia, and upper limit of the Ensenadan Land-Mammal Age. *Quaternary Research* 54: 121-131.
- MacFadden, B. J y Shockey, B. J. 1997. Ancient feeding ecology and niche differentiation of Pleistocene mammalian herbivores from Tarija, Bolivia: morphological and isotopic evidence. *Palaeobiology* 32 (1): 77-100.
- MacFadden, B. J., Siles, O. y Campbell, K. E. 1983. Magnetic Polarity Stratigraphy of the Middle Pleistocene (Ensenadan) Tarija Formation of Southern Bolivia. *Quaternary Research* 19: 172-187.
- Marshall, L., Berta, A., Hoffstetter, R., Pascual, R., Reig, R., Bombin, M. y Mones, A. 1984. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Quaternary of South America. *Palaeovertebrata, Mémoire Extraordinaire*: 1-76.
- Marshall, L., Hoffstetter, R. y Pascual, R. 1983. Mammals and stratigraphy: Geochronology of the Continental Mammal-bearing Tertiary of South America. *Palaeovertebrata, Mémoire Extraordinaire*: 1-93.
- Marshall, G. L., Pascual, R., Curtis, G. H. y Drake, R. E. 1977. South American Geochronology: Radiometric Time Scale for Middle to Later Tertiary Mammal-Bearing Horizons in Patagonia. *Science* 195: 1325-1328.

- Marshall, G. L. y Patterson, B. 1981. Geology and geochronology of the mammal-bearing Tertiary of the Valle de Santa María and Río Corral Quemado, Catamarca Province, Argentina. *Fieldiana Geology* 9: 1-80.
- Marshall, L. G. y Sempere, T. 1991. The Eocene Pleistocene vertebrales of Bolivia and their stratigraphic context: a review. In: Suarez-Soruco (eds.), *Fósiles y Facies de Bolivia (I) Vertebrados* (12) (3-4): 631-652.
- Mazzoni, M. M. 1993. Sedimentación colloncurensis en las provincias de Río Negro y Neuquén. *Ameghiniana* 30 (3): 351.
- Menegaz, A. N., Goin, F. J. y Ortiz Jaureguizar, E. 1989. Análisis morfológico y morfométrico multivariado de los representantes fósiles y vivientes del género *Lama* (Artiodactyla, Camelidae). Sus implicancias sistemáticas, biogeográficas, ecológicas y biocronológicas. *Ameghiniana* 26 (3-4): 153-172.
- Menéndez, C. A. 1962. Leño petrificado de una leguminosa del Terciario de Tiopunco, provincia de Tucumán. *Ameghiniana* 2 (7): 121-126.
- Mc Donald, H. G. 1987. A systematic review of the Plio-Pleistocene Scelidotherine Ground Sloths (Mammalia, Xenarthra; Mylodontidae). Ph. D. Thesis (Unpublished), University of Toronto, 478 p.
- McKenna, M. C. y Bell, S. K. 1997. Classification of Mammals. Above the Species Level. *Columbia University Press*: 1- 631. New York.
- Menegaz, A. N. 2000. Los Camélidos y Cérvidos del Cuaternario del Sector Bonaerense de la Región Pampeana. Tesis Doctoral (Inédita), Universidad Nacional de La Plata, 240 p.
- Mones, A. 1970. Notas paleontológicas uruguayas, 2. Un nuevo *Pseudoplohophorus* Castellanos, 1926 (Hoplophorinae, Edentata) de la República Oriental del Uruguay. *Pseudoplohophorus francisi* n. sp. *Comunicaciones paleontológicas del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo* 1: 1-19

- Mones, A. 1981. Bibliografía sobre Geología y Paleontología del Uruguay. *Boletín del Instituto Geológico del Uruguay* 38: 1-70.
- Mones, A. 1986 (a). Paleovertebrata Sudamericana. Catálogo sistemático de los vertebrados fósiles de América del Sur. Parte I. Lista preliminar y Bibliografía. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 82: 1-625
- Mones, A. 1986 (b). Nomen Dubium vs. Nomen Vanum. *Journal of Vertebrate Palaeontology* 9 (2): 232-234.
- Mones, A. 1987. Sobre tres especies de gliptodontes del Uruguay: Cingulata, Glyptodontidae. *4º Congreso Latinoamericano de Paleontología, Memoria* 1: 500-515
- Mones, A. 1994. Las vicisitudes del género *Panochthus* Burmeister, 1866 (Mammalia, Cingulata, Glyptodontidae). *Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* 2 (27): 79-86.
- Montalvo, C. I. 2000. Tafonomía de la asociación faunística Huayqueriense (Mioceno tardío) recuperada en Telén, provincia de La Pampa. *Ameghiniana* 37 (4): 29R.
- Montalvo, C. I. 2003. Condensación tafonómica en la asociación faunística de la Formación Cerro Azul (Mioceno superior) en Caleufú, La Pampa, Argentina. *Ameghiniana*, 40 (4): 104 R- 105 R
- Montalvo, C. y Verzi, D. 2004. El registro de roedores Octodontoidea (Caviomorpha) de la Formación Cerro Azul (Mioceno tardío, La Pampa): sistemática, biocronología, evolución y paleoclimas. *Ameghiniana* 41 (4): 56R.
- Moore, R. C. 1955. Editorial preface. En: R. C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part E: Archaeocyata and Porifera*. Geological Society of America and University of Kansas Press: 8-17.

- Moreno, F. P. 1888. Informe preliminar de los progresos del Museo de La Plata durante el primer semestre de 1888. *Boletín del Museo de La Plata*: 1-35.
- Moreno, F. P. y Mercerat, A. 1891. Exploración arqueológica de la provincia de Catamarca: Paleontología. *Revista del Museo de La Plata* (1): 222-236.
- Nabel, P. 1993. The Brunhes-Matuyama boundary in Pleistocene sediments of Buenos Aires province, Argentina. *Quaternary International* 17: 79-85
- Nabel, P. Camilion, M. C., Machado, G. A., Spiegelman, A. T. y Mormeneo, L. 1993. Magneto y litoestratigrafía de los sedimentos pampeanos en los alrededores de la ciudad de Baradero, provincia de Buenos Aires. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 48 (3-4): 193-206.
- Nabel, P. E., Cione, A. L. y Tonni, E. P. 2000. Environmental changes in the Pampean area of Argentina at the Matuyama-Brunhes (C1r-C1n) Chrons boundary. *Palaogeography, Palaeoclimatology, Palaeocology* 162: 403-412
- Nabel, P., Machado, G. A. y Luna, A. R. 1990. Criterios diagnósticos en la estratigrafía de los sedimentos del Noroeste de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *11º Congreso Geológico Argentino, Actas* 2: 121-124.
- Noriega, J.I., Carlini, A.A. y Tonni, E. P. 2004. Vertebrados del Pleistoceno tardío de la cuenca del arroyo Ensenada (Departamento Diamante, provincia de Entre Ríos, Argentina). *Revista del Instituto Superior de Correlación Geología (Misceláneas)* 12: 71-76.
- Nixon, K. C. y Carpenter, J. M. 1993. On outgroups. *Cladistics* 9: 413-426
- Nixon, K. C. y Ochoterena, H. 2001. Taxonomía tradicional, Cladística y construcción de hipótesis filogenéticas. En: Hernández, H. M., García Alderete, A. N., Álvarez, F. y Ulloa, M. (eds.), *Enfoques contemporáneos para el estudio de la biodiversidad. Instituto de Biología, UNAM, México*, pp. 15-37.

- Ojeda, R. A., Gonnet, J. M. Borghi, C. E., Giannoni, S. M., Campos, C. M y Díaz, G. B. 1996. Ecological observations of the red vizcacha rat, *Tymponoctomys barreae* in desert habitats of Argentina. *Mastozoología Neotropical* 3: 183-191.
- Oliveira, E. V. 1992. Mamíferos fósseis do Quaternario do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Dissertação de Mestrado* (Universidade Federal do Rio Grande do Sul), 118 pp.
- Oliveira, E.V., 1996. Mamíferos Xenarthra (Edentata) do Quaternario do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Ameghiniana* 33 (1): 65-75.
- Oliveira, K. P. y Ferreira do Santos, M. 2003. Novos registros de Xenarthra (Mammalia, Eutheria). *Reunion Anual Regional da Sociedade Brasileira de paleontología, resumos: 7*. Natal, Rio Grande do Norte, Brasil.
- Oppenheim, V. 1943. The fossiliferous basin of Tarija, Bolivia.. *Journal of Geology* LI (8): 548-555.
- Orgeira, M. J. 1987. Estudio paleomagnético de sedimentos del Cenozoico tardío en la costa atlántica bonaerense. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 42 (3-4): 362-376.
- Orgeira, M. J., Walter, A.M., Vásquez, C A., Di Tommaso, I., Alonso, S., Sherwood, G., Yuguan, H. U. y Vilas, J. F. A. 1998. Mineral magnetic record of paleoclimate variation in loess and paleosol from the Buenos Aires Formation (Buenos Aires, Argentina). *Journal of South American Earth Sciences* 11 (6): 561-570.
- Ortiz Jaureguizar, E., Madden, R., Vucetich, M. G., Bond, M., Carlini, A. A., Goin, F., Scillato-Yané, G. J. y Vizcaíno, S. F. 1993. Un análisis de similitud entre las faunas de la Edad mamífero Friasense. *Ameghiniana* 30 (3): 351-352 R.



- Ortiz, P. E. y Pardiñas, U. F. J. 2001. Sigmodontinos (Mammalia, Rodentia) del Pleistoceno tardío del valle de Taif (Tucumán, Argentina): taxonomía, tafonomía y reconstrucción paleoambiental. *Ameghiniana* 38 (1): 3-26
- Owen, R. 1839. Description of a tooth and part of the skeleton of the *Glyptodon*, a large quadruped of the edentate order, to which belongs the tessellated bony armour figured by Mr. CLIFT in his memoir on the remains of the *Megatherium*, brought to England by Sir Woodbine PARISH, F.G.S. *Proceedings of the Geological Society of London*, 3: 108-113.
- Owen, R. 1845. Descriptive and illustrated catalogue of the fossil organic remains of Mammalia and Aves contained in the Museum of the Royal College of Surgeons of London, England: 1-391.
- Pardiñas, U. F. 1991. Primer registro de Primates y otros vertebrados para la Formación Collón-Curá (Mioceno medio) del Neuquen, Argentina. *Ameghiniana* 28 (1-2):197-199.
- Pardiñas, U. F. 2001. Condiciones áridas durante el Holoceno temprano en el sudoeste de la provincia de Buenos Aires (Argentina): vertebrados y tafonomía. *Ameghiniana* 38 (3): 227-236.
- Pardiñas, U. F. y Lezcano, M. J. 1995. Cricétidos (Mammalia: Rodentia) del Pleistoceno tardío del Nordeste de la provincia de Buenos Aires (Argentina). Aspectos sistemáticos y paleoambientales. *Ameghiniana* 32 (3): 249-265.
- Parodi, J. L. y Parodi, D. 1952. Apuntes para la geología de la costa atlántica de la provincia de Buenos Aires, con descripción de la Formación Malacara. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*: 139-156.
- Pascual, R. 1961. Un nuevo Cardiomyinae (Rodentia, Caviidae) de la Formación Arroyo Chasicó (Plioceno inferior) de la provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana* 2 (4): 101-132.

- Pascual, R. 1984 (a). Las sucesión de las Edades mamíferos, de los climas y del diastrofismo sudamericano durante el Cenozoico: fenómenos concurrentes. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 36: 15-37. Buenos Aires.
- Pascual, R. 1984 (b). Late Tertiary mammals of southern South America as indicators of climatic deterioration. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 2: 1-30.
- Pascual, R. y Bond, M. 1986. Evolución de los marsupiales cenozoicos de Argentina. 4º *Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Actas* 2: 143- 150.
- Pascual, R. y Bocchino, A. 1963. Un nuevo Borhyaninae (Marsupialia) del Plioceno medio de Hidalgo (La Pampa). *Ameghiniana* 3 (4): 97-107.
- Pascual, R. y Bondesio, P. 1982. Un roedor Cardiatheriinae (Hydrochoerydae) de la Edad Huayqueriense (Mioceno tardío) de La Pampa. Sumario de los ambientes terrestres en la Argentina durante el Mioceno. *Ameghiniana* 29 (1-2): 19-35.
- Pascual, R. y Bondesio, P. 1985. Mamíferos terrestres del Mioceno medio-tardío de las cuencas de los ríos Colorado y Negro (Argentina): Evolución ambiental. *Ameghiniana* 22 (1-2): 133-145
- Pascual, R., Bondesio, P., Vucetich, M. G., Scillato-Yané, G. J., Bond, M. y Tonni, E. P. 1984. Vertebrados fósiles cenozoicos. 9º *Congreso Geológico Argentino, Relatorio* 2 (9): 439-461
- Pascual, R., Carlini, A. A., Bond, M., Goin, F. J. 2002. Mamíferos cenozoicos. In: Haller, M. J. (ed.): *Geología y Recursos Naturales de Santa Cruz. Relatorio del XV Congreso Geológico Argentino*, 2 (11): 533-544. El Calafate, Santa Cruz.
- Pascual, R. y Odreman Rivas, O. E. 1971. Evolución de las comunidades de los vertebrados del Terciario argentino. Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. *Ameghiniana* 8 (3-4): 372-412.

- Pascual, R. y Odreman Rivas, O. E. 1973. Las unidades estratigráficas del Terciario portadoras de mamíferos. Su distribución y sus relaciones con fenómenos distróficos. 5° *Congreso Geológico Argentino, Anales* 3: 139-156.
- Pascual, R., Ortega, H., Gondar, E. y Tonni, E. P. 1965. Las edades del Cenozoico mamalífero de la Argentina con especial atención a aquéllas del territorio bonaerense. *Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas* 6: 165-193
- Pascual, R., Ortega Hinojosa, E. J., Gondar, D. G, y Tonni E. P. 1966. Vertebrata. En: A. V. Borrello (ed.), *Paleontografía Bonaerense. Vertebrata I*. Comisión de Investigaciones Científicas de la provincia de Buenos Aires, p. 202. Buenos Aires.
- Pascual, R. Ortiz Jaureguizar, E. O. 1990. Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. *Journal of Human Evolution* 19: 23-60.
- Pascual, R., Ortiz Jaureguizar, E. y Prado, J. L. 1996. Land Mammals: Paradigm for Cenozoic American Geobiot Evolution. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 30: 265-319.
- Pascual, R., Vucetich, M. y Bond, M. 1985. Main pathways of mammalian diversification in South America. En: D. Stehli y S. D. Webb (eds.), *The Great American Biotic Interchange*. New York and London, Plenum Press, pp. 219-247.
- Patterson, B. y Pascual, R. 1968. Evolution of mammals of southern continents. V. The fossil mammal fauna of South America. *Quaternary Review Biology* 43 (4): 409-451.
- Paula Couto, C. de, 1957. Sôbre um gliptodonte do Brasil. *Boletim Divisão de Geologia e Mineralogia* 165:1-37, figs. 1-30. Rio de Janeiro.

- Paula Couto, C de. 1965. Sôbre a nomenclatura de dois gliptodontes. *Div. Geol. Min., D.N.P.M. Bol.* 125; 1-6.
- Paula Couto, J. C. 1979. Tratado de Paleomastozoología. *Academia Brasileira de Ciencias*, 590 p. Rio de Janeiro.
- Paula Couto, J. C. 1983. Fossil mammals from the Cenozoic of Acre, Brazil, VI: Edentata Cingulata. *Iheringia, Série Geologica*, 8: 33-49.
- Peirce, C. 1987. Obra Lógico Semiótica. (Traducción Castellana Parcial de Peirce 1934 y 1982, de R. Alcalde y M. Prelooker). Editorial *Taurus*. Madrid
- Pennington, R. T., Prado, D. E. y Pendry, C. A. 2000. Neotropical seasonally dry forest and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27: 261- 273.
- Perea, D. 2003. Nueva especie de *Pseudohoplophorus* (Xenarthra, Glyptodontidae), variabilidad en Hoplophorinae y redefinición de una biozona del Mioceno Superior de Uruguay. *19° Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, Resúmenes*: 23.
- Perea, D. 2005. *Pseudoplohophorus absolutus* n. sp. (Xenarthra, Glyptodontidae), variabilidad en Sclerocalyptinae y redefinición de una biozona del Mioceno Superior de Uruguay. *Ameghiniana* 42 (1): 175-190.
- Pérez, L. M., Scillato-Yané, G. J. y Vizcaíno, S. F. 2000. Estudio morfofuncional del aparato hiodeo de *Glyptodon cf. clavipes* (Cingulata: Glyptodontidae). *Ameghiniana* 37 (3): 293-299.
- Piña, C. I. y Argarañaz, B. 2000. Presencia del género *Caiman* (Crocodylia: Alligatoridae) en la Formación Ituzaingó (Mioceno Superior-Plioceno), Entre Ríos, Argentina. En: Aceñolaza, F. G. y Herbst, R. (eds.), *El Neógeno Argentino. Revista del Instituto Superior de Correlación Geológica. Serie Correlación Geológica* 14: 255-261.

- Politis, G. G. y Gutierrez, M. A. 1998. Gliptodontes y cazadores-recolectores de la región Pampeana (Argentina). *Latin America Antiquity* 9 (2): 111-134.
- Porpino, K. O. y Bergqvist, L. P. 2002. Novos achados de *Panochthus* (Mammalia, Cingulata, Glyptodontoidea) no Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Paleontología* 4: 51-62.
- Powell, J. E. 1998. Los vertebrados fósiles. En: En: Gianfransisco, M., Puchulu, M. E., Durango de Cabrera, J. y Aceñolaza, G. F. (eds.), *Geología de Tucumán*. Publicación Especial Colegio de Graduados de Ciencias Geológicas de Tucumán, pp. 227-240
- Powell, J. E., Aschero, C. A. y Martinez, J. G. 2003. Megaterios del *Pleistoceno tardío de la Puna Argentina*. *Consideraciones sobre su dieta y comportamiento*. 19º *Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*, resúmenes: 25-26.
- Prado, J. L., Alberdi, M. T., Azanza, B., y Sanchez, B. 2001. Climate and changes in mammal diversity during the late Pleistocene-Holocene in the Pampean Region (Argentina). *Acta Paleontologica Polonica* 46 (2): 261 -276.
- Prado, J., Goin, F. y Tonni, E. 1985. *Lestodelphys halli* (Mammalia, Didelphidae) in Holocene sediments of Southeastern Buenos Aires province, Argentina: morphological and palaeoenvironmental considerations. *Quaternary of South America and Antarctica Peninsula* 3: 93-107.
- Prado, J. L., Menegaz, A. N., Tonni, E. P. y Salemme, M. C. 1987. Los mamíferos de la fauna local de Paso Otero (Pleistoceno tardío), Provincia de Buenos Aires. Aspectos paleoambientales y bioestratigráficos. *Ameghiniana* 24 (3-4): 217-233.
- Prieto, A. R. 1996. Late Quaternary vegetation and climatic changes in the Pampa grassland of Argentina. *Quaternary Research* 45: 73-88.

- Prieto, A. R. 1998. Cambios en la vegetación en la estepa pampeana durante la transición Pleistoceno-Holoceno. *7° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, resúmenes: 131.
- Quintana, C. A. 1992. Estructura interna de una paleocueva, posiblemente de un Dasypodidae (Mammalia, Edentata), del Pleistoceno de Mar del Plata (provincia de Buenos Aires, Argentina). *Ameghiniana* 29 (1): 87-91.
- Quintana, C. A. 1994. Notas para una actualización del conocimiento de la fauna de la Formación San Andrés (Pleistoceno inferior), provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana* 31 (4): 331-332.
- Quattrocchio, M. E., Borromei, A. M. y Grill, S. 1994. Cambios vegetacionales y fluctuaciones paleoclimáticas en el Pleistoceno tardío-Holoceno del Sudoeste de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *6° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, resúmenes: 10.
- Rabassa, J. 1975. Geología de la Región de Pilcaniyeu-Comallo, Provincia de Río Negro. *Publicaciones de la Fundación Bariloche, Departamento de Recursos Naturales y Energía*, 17: 1-128. San Carlos de Bariloche.
- Ranzi, A. 2000. Paleoecologia da Amazônia. Megafauna do Pleistoceno. *Editorial de la Universidade Federal de Santa Catarina*, 101 pp.
- Redford, K.H. y Eisenberg, J. F. 1992. Mammals of the Neotropics. The Southern Cone (Chile, Argentina, Paraguay and Uruguay). The University of Chicago Press, Vol. 2, 432 p. Chicago and London
- Redford, K. H. y Wetzel, R. M. 1985. *Euphractus sexcintus*. *Mammalian Species* 252: 1-4
- Reig, O. A. 1958. Notas para una actualización del conocimiento de la fauna de la Formación Chapadmalal. *Revista del Museo Municipal de Ciencias Naturales y*

- Tradicionales de Mar del Plata* (tomado del *Acta Geológica Lilloana* 2: 241-253).
- Reig, O. A. 1961. La Paleontología de Vertebrados en la Argentina. Retrospección y Prospectiva. *Holmbergia* 6 (17): 65-127.
- Reig, O. A. 1981. Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. *Monographiae Naturae. Revista del Museo de Ciencias Naturales y Tradicionales de Mar del Plata "Lorenzo Scaglia"* 1: 1-162.
- Richter, J. 1911. Ueber *Hoplophorus*. *Palaeontographica* 57 (6): 257-283, láms. 22-23, figs. 1-6.
- Richter, R. 1943. Einführung in die zoologische Nomenklatur durch Erläuterung der Internatiolen Regeln Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft, Frankfurt am Main, 154 pp.
- Riggs, E. y Patterson, B. 1939. Stratigraphy of late miocene and pliocene deposits of the Province of Catamarca (with notes on the faunae). *Physis* 14: 143-162 .
- Rincón, A. D. 2006. Los Xenarthra Cingulata de Venezuela y Trinidad. *9 Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, resúmenes: 113. Córdoba, Argentina
- Ringuelet, R. 1961. Rasgos fundamentales de la zoogeografía de la Argentina. *Physis* 22 (63): 151-170.
- Ringuelet, R. A. 1979. Dinamismo histórico de la fauna brasílica en la Argentina. *Ameghiniana* 15 (1-2): 255- 262.
- Rosello, E. A., Bor-ming, J., Liu, T., Petrocelli, J. L. 1999. New 4,300 YR  $^{14}\text{C}$  age of Glyptodonts at Luján river (Buenos Aires, Argentina) and its implications. II South American Symposium on Isotope Geology, Actas: 105-110

- Roth, S. 1888. Beobachtungen über Entstehung und Alter der Pampasformation in Argentinien. *Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft* 40 (3): 375-464.
- Roth, S. 1899. Apuntes sobre la geología y paleontología de los territorios de Río Negro y Neuquen. *Revista del Museo de La Plata* 9: 141-172
- Roth, S. 1920. Investigaciones geológicas en la llanura pampeana. *Revista del Museo de La Plata* 25: 137-342.
- Roth, S. 1925. Investigaciones geológicas de la región norte de la patagonia durante los años 1897 a 1899. IV. La región al sudeste del río Corcovado hasta el lago Fontana. *Revista del Museo de La Plata* 28: 146-180.
- Roth, L. y Lorscheitter, M. L. 1993. Palynology of a bog in Parque Nacional de Aparados da Serra, East Plateau of Río Grande do Sul. En: J. Rabassa, Salemme, M (eds.), *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 8: 39- 69.
- Rovereto, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires*: 1-250.
- Rusconi, C. 1930. Observaciones geopaleontológicas en el sur de Villa Lugano (Capital Federal). *Physis* X: 109-126.
- Rusconi, C. 1936. Distribución de los vertebrados fósiles del Piso Ensenadense. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 33: 183-215.
- Saint-André, P. A. 1996. Deux nouveaux Edentés (Mammalia, Xenrthra) *Trachycalypoides achirens* nov. gen. et nov. sp. (Glyptodontidae, Sclerocalypinae) et *Xyophorus villarroeli* nov. sp. (Megatheriidae, Nothrotheriinae) du Huayquérien (Miocene supérieur) de l' Altiplano bolivien. *Bulletin du Muséum Natioanl d'Histoire Naturelle*, 4 (18): 79-106.



- Samaja, J. 1993. Epistemología y Metodología. Elementos para una teoría de la investigación científica. EUDEBA, 377 pp. Buenos Aires.
- Sanabria, J., Leguizamón, R., Tauber, A., Mannzur, A. Piovano, E. Barbeito, O., Arguello, G. y Balbis, A. 1996. Guía de Campo. 8° *Reunión de Campo del Cuaternario* (6-7 de junio de 1996). CADINQUA: 1-42.
- Santa Cruz, J. N. 1972. Geología al Este de la Sierra Chica (Córdoba), Valle del Río Primero. *Boletín de la Asociación Geológica de Córdoba* 1 (3-4): 102-109.
- Sayago, J M. 1975. Geomorfología aplicada del valle de “San Alberto” (provincia de Córdoba). Tesis Doctoral (inédita), pp. 1-133. Universidad Nacional de Córdoba.
- Sayago, J. M., Powell, J. E., Collantes, M. M. y Neder, L. V. 1998. Cuaternario. En: En: Gianfransisco, M., Puchulu, M. E., Durango de Cabrera, J. y Aceñolaza, G. F. (eds.), *Geología de Tucumán*. Publicación Especial Colegio de Graduados de Ciencias Geológicas de Tucumán, pp. 111-128
- Scillato-Yané, G. J. 1975. Nuevo género de Dasypodidae (Edentata, Xenarthra) del Plioceno de Catamarca (Argentina). Algunas consideraciones filogenéticas y zoogeográficas sobre los Euphractini. 1° *Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, *Actas* 2: 449-461.
- Scillato-Yané, G. J. 1977 (a). Sur quelques Glyptodontidae nouveaux (Mammalia, Edentata) du Déséadien (Oligocène inférieur) de Patagonie (Argentine). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* 487: 249-260.
- Scillato-Yané, G. J. 1977 (b). Nota sobre los Dasypodidae (Mammalia, Edentata) del Plioceno del territorio argentino. Los restos de edad Chasiquense (Plioceno inferior) del sur de la provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana* 14 (1-4): 133-144.

- Scillato-Yané, G. J. 1977 (c). Octomyodontinae: nueva Subfamilia de Mylodontidae (Edentata, Tardigrada). Descripción del cráneo, mandíbula de *Octomyodon robertoscagliani* n. sp., procedentes de la Formación Arroyo Chasicó (Edad Chasicuense, Plioceno temprano) del sur de la provincia de Buenos Aires (Argentina). Algunas consideraciones filogenéticas y sistemáticas sobre los Mylodontoidea. *Revista del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata "Lorenzo Scaglia"* 2 (5): 123-140.
- Scillato-Yané, G. J. 1978. Nuevo Nothrotheriinae (Edentata, Tardigrada) de edad Chasicuense (Plioceno temprano) del sur de la provincia de Buenos Aires (Argentina). Su importancia bioestratigráficas, filogenéticas y paleobiogeográfica. *7° Congreso Geológico Argentino, Actas* 2: 449-457.
- Scillato-Yané, G. J. 1986. Los Xenarthra fósiles de Argentina (Mammalia, Edentata). *7° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Actas*: 151-155.
- Scillato-Yané, G. J. y Carlini, A. A. 1998 (a). Nuevos Xenarthra del Friasense (Mioceno Medio) de Argentina. *Studia Geologica Salmantisencia* 34: 43-67.
- Scillato-Yané, G. J. y Carlini, A. A. 1998 (b). Un gigantesco gliptodonte en los alrededores de la ciudad de La Plata. *Museo* 2 (11): 45-48. Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata (UNLP).
- Scillato-Yané, G. J., Carlini, A. A., Tonni, E. P. y Noriega, J. I. 2005. Paleobiogeography of the late Pleistocene pampatheres of South America. *Journal of South American Earth Sciences* 20: 131-138.
- Scillato-Yané, G. J., Carlini, A. A., Tonni, E. P., Noriega, J. I y Kemer, R. 2002. *Holmesina paulacoutoi*, un pampaterio septentrional y la importancia de su registro en el Cuaternario de la Mesopotamia argentina. *8° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, resúmenes*: 54.

- Scillato-Yané, G. J., Carlini, A. A. y Vizcaíno, S. F. 1987. Un nuevo Nothrotheriinae (Edentata, Tardigrada) de edad Chasiquense (Mioceno tardío) del sur de la provincia de Buenos Aires ( Argentina). *Ameghiniana* 24 (3-4): 211-215.
- Scillato-Yané, G. J., Carlini, A. A. y Vizcaíno, S. F. 1993. Los Xenarthra (Mammalia, Edentata) del Mioceno medio de Argentina. *Ameghiniana* 30 (3): 352.
- Scillato-Yané, G. J., Carlini, A. A., Vizcaíno, S. F. y Ortiz Jaureguizar, E. 1995. Los Xenarthros. En: Alberdi, M. T., Leone, G. y Tonni, E. P. (eds.), *Evolución biológica y climática de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*. Museo de Ciencias Naturales, Consejo de Investigaciones , Monografías CSIC 12: 183-209. Madrid.
- Scillato-Yané, G. J., Tonni, E. P., Carlini, A. A. y Noriega J. I. 1998. Nuevos Hallazgos de Mamíferos del Cuaternario en el Arroyo Toropí, Corrientes, Argentina. Aspectos Bioestratigráficos, Paleoambientales y Paleozoogeograficos. 6° Congreso Latinoamericano de Geología y 10° Congreso Nacional de Geología Económica, Actas 1: 263-268.
- Scott, W. B. 1903-1904. Mammalia of Santa Cruz beds. I. Edentata. Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia 1896-1899, 5: 1-226, láms. 1-35, figs. 1-32 (1903b); 227-364, láms. 36-63, figs. 33-38 (1904a). Princeton.
- Sequeiros, R. S. 1919. Contribución a una nueva cloaca desde Wilde hasta su desembocadura en el río. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, vol. 99: 13-34.
- Shackleton, N. J. 1995. New data on the evolution of Pliocene climatic variability. En: Vrba, E. S., Denton, G. H., Partridge, T. C. y Burckle, L. H. (eds.), *Paleoclimate and Evolution, with Emphasis on Human Origins*. Yale University Press, New Haven, pp. 242-248.

- Siebert, D. J. 1992. Tree statistics; trees and “confidence”; consensus trees; alternatives to parsimony; character weighting; character conflict and its resolution. En: Forey, L. P., Humphries, C. J., Kitching, J., Scotland, R. W., Siebert, D. J. y Williams, D. M. (eds.), *Cladistic. A practical course in systematics*. Oxford University Press, pp. 72-88. Oxford.
- Simpson, G. G. 1940. Review of the mammal-bearing Tertiary of South America. *Proceedings American Philosophical Society* 83 (5): 649-709.
- Simpson, G. G. 1945. The Principles of Classification and a Classification of Mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 85: XVI + 350 pp. New York
- Simpson, G. G. 1947. A Miocene glyptodont from Venezuela. *American Museum Novitates* 1368: 1-10, figs. 1-4.
- Simpson, G. G. 1948. The beginning of the age of mammals in South America, 1. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 91: 1-232.
- Smith, H. M. 1970. Nomina and taxa dubia. *Systematic Zoology* 19: 94.
- Soibelzon, E. 2005. Los mamíferos del Ensenadense (Pleistoceno inferior-medio) del Este de la región Pampeana: asociaciones faunísticas, bioestratigrafía y diversidad. Una aproximación a su estudio. *XVI Congreso Geológico Argentino, Actas*: 233-238.
- Soibelzon, L. H., Tonni, E. P. y Bond, M. 2005. The fossil record of South American short-faced bears (Ursidae, Tremarctinae). *Journal of South American Earth Sciences* 20: 105-113.
- Soibelzon, E., Zurita, A. E. y Carlini, A. A. 2006. *Glyptodon munizi* Ameghino (Mammalia, Cingulata, Glyptodontidae): redescrición y anatomía. *Ameghiniana* 43 (2): 377-384.

- Strecker, M., Cervený, P., Bloom, A. y Malizia, D. 1989. Late Cenozoic tectonic and landscape development in the foreland of the Andes: Northern Sierras Pampeanas (26°-28° South). *Tectonics* 8 (3): 517-534.
- Suárez Montero, M. 1996. Geología del Cuaternario de la cuenca pleistocena de Tarija. *XII Congreso Geológico de Bolivia*, Memorias: 455-463.
- Takai, F., Mizuno, T., Iwasaki, K., Tanaka, K y Yoshida, A. 1982. Tarija mammal-bearing Formation in Bolivia. The Research Institute of Evolutionary Biology, Tokyo, 3: 1-72.
- Tambussi, C. y Acosta Hospitaleche, C. 2002. Reidos (Aves) cuaternarios de Argentina: inferencias paleoambientales. *Ameghiniana* 39 (1): 95-102
- Tapia, A. 1941. Descripción geológica de la provincia de Catamarca. En Aguas minerales de la República Argentina, Comisión Nacional de Climatología y Aguas Minerales 3: 19-75.
- Tauber, A. A. 1999. Hallazgo de una vicuña en el Pleistoceno de la provincia de Córdoba, República Argentina. *Ameghiniana* 36 (1): 55-62
- Tauber, A. A. 2000. Hallazgos de Protheriidae (Mammalia, Litopterna) en el Pleistoceno de Córdoba, Argentina. *Ameghiniana* 37 (2): 157-162
- Tauber, A. A. 2003. Mamíferos fósiles y edad de la Formación Salicas (Mioceno tardío) de la Sierra de Velasco, La Rioja, Argentina. 19° *Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, resúmenes*: 30
- Tauber, A. A. 2005. Mamíferos fósiles y edad de la Formación Salicas (Mioceno tardío) de la Sierra de Velasco, La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* 42 (2): 443-460.
- Tauber, A. A. y Alvarez, D. 2003. Mamíferos, paleoambientes y tafonomía de la Formación Brochero (Mioceno tardío-Plioceno) del valle del Nono, Córdoba, Argentina. *Ameghiniana* 40 (4): 108R.

- Tauber, A. A. y Di Ronco, J. 2000. Nuevo hallazgo de placas ventrales de *Glyptodon* Owen, 1839 (Mammalia, Cingulata, Glyptodontidae) en la provincia de Córdoba, República Argentina. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias* 64: 336-347
- Tauber, A. A. y Di Ronco, J. 2003. Un esqueleto articulado de *Myloodon* sp. (Tardigrada, Mylodontidae) del Pleistoceno tardío de Córdoba, Argentina. *Ameghiniana* 40 (4): 108
- Tonni, E. P. 1985. Mamíferos del Holoceno del Partido de Lobería, provincia de Buenos Aires. Aspectos paleoambientales y bioestratigráficos del Holoceno del sector oriental de Tandilia y área interserrana. *Ameghiniana* 22 (3-4): 283-288.
- Tonni, E. P. 1992. *Tapirus* Brisson, 1762 (Mammalia, Perissodactyla) en el Lujanense (Pleistoceno superior-Holoceno inferior) de la provincia de Entre Ríos, República Argentina. *Ameghiniana* 21 (1): 3-8.
- Tonni, E. P., Alberdi, M. T., Prado, J.L., Bargo, S. y Cione, L. A. 1992. Changes of mammal assemblage in the pampean region (Argentina) and their relation with the Plio-Pleistocene boundary. *Palaecology, Palaeogeography, Palaeoclimatology*, 95: 179-194.
- Tonni, E. P., Bargo, S. M. y Prado, J. L. 1988. Los cambios ambientales en el Pleistoceno tardío del Sudeste de la provincia de Buenos Aires a través de una secuencia de mamíferos. *Ameghiniana* 25 (2): 99-110.
- Tonni, E. P. y Carlini, A. A. (en prensa). Neogene vertebrates from Patagonia (Argentina): their relationship with the most significant climatic changes. En Rabassa (ed.), *Late Cenozoic of the Patagonia and Tierra del Fuego*. Elsevier.
- Tonni, E. P., Carlini, A. A., Scillato-Yané, G. J. y Figini, A. 2003. Cronología radiocarbónica y condiciones climáticas en la “Cueva del Milodón” (sur de Chile) durante el Pleistoceno tardío. *Ameghiniana* 40 (4): 609-615.

- Tonni, E. P., Carlini, A. A., Zurita, A. E., Frechen, M., Gasparini, G., Budziak, D., Kruck, W. 2005. Cronología y Bioestratigrafía de la Unidades del Pleistoceno aflorantes en el Arroyo Toropí, provincia de Corrientes, Argentina. *19° Congreso Brasileiro de Paleontología y 6° Congreso Latino-Americano de Paleontología*, edición electrónica de resúmenes.
- Tonni, E. P. y Cione, A. L. 1994. Los mamíferos y el clima en el Pleistoceno y Holoceno de la provincia de Buenos Aires. *Jornadas de Arqueología e Interdisciplinarias. Buenos Aires: Programa de Estudios Prehistóricos, Actas*: 127-142
- Tonni, E. P. y Cione, A. L. 1995. Los mamíferos como indicadores de cambios climáticos en el Cuaternario de la región pampeana de la Argentina. En: J. Argollo y Ph. Mourguiart (eds.), *Cambios cuaternarios en América del Sur*: 319-326.
- Tonni, E. P., Cione, A. L., Figini, A. J., 1999. Predominance of arid climates indicated by mammals in the pampas of Argentina during the Late Pleistocene and Holocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 147: 257-281.
- Tonni, E. P. y Deschamps, C. M. 2001. Las Aves del Ensenadense en el sudoeste de la provincia de Buenos Aires. *Reunión Anual de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina*, resúmenes: 21.
- Tonni, E. P., Fidalgo, F. 1979. Consideraciones sobre los cambios climáticos durante el Pleistoceno tardío-reciente en la Provincia de Buenos Aires. Aspectos ecológicos y zoogeográficos relacionados. *Ameghiniana* 15 (1-2): 235-253.
- Tonni, E. P., Huarte, R., Carbonari, J. E. y Figini, A. J. 2003. New radiocarbon chronology for the Guerrero Member of the Luján Formation (Buenos Aires, Argentina): palaeoclimatic significance. *Quaternary International* 109-110: 45-48.

- Tonni, E. P., Nabel P., Cione A. L., Etchichury M., Tofalo R., Scillato-Yané, G. J, San Cristóbal, J., Carlini, A. A. y Vargas D. 1999. The Ensenada and Buenos Aires formations (Pleistocene) in a quarry near La Plata, Argentina. *Journal of South America Earth Sciences* 12: 273-291.
- Tonni, E. P., Pardiñas, U. J., Verzi, D., Noriega, J. I., Scaglia, O., Dondas, A. 1998. Microvertebrados pleistocénicos del Sudeste de la Provincia de Buenos Aires (Argentina): bioestratigrafía y paleoambientes. *5° Jornadas Geológicas y Geofísicas Bonaerenses, Actas*: 73-83.
- Tonni, E. P. y Politis, G. G. 1980. La distribución del guanaco (Mammalia, Camelidae) en la provincia de Buenos Aires durante el Pleistoceno tardío y Holoceno temprano. Los factores climáticos como causas de su retracción. *Ameghiniana* 17 (1): 53-66.
- Tonni, E. P., Politis, G. G. y Meo Guzmán, M. L. 1982. La presencia de *Megatherium* en un sitio arqueológico de la Pampa Bonaerense (República Argentina). Su relación con la problemática de las extinciones pleistocénicas. *VII Congreso Nacional Arqueología del Uruguay*, 146-153. Montevideo.
- Tonni, E. P. y Scillato-Yané, G. J. 1997. Una nueva localidad con mamíferos pleistocenos en el Norte de la Argentina. Aspectos paleozoogeográficos. *6° Congreso da Associacao Brasileira de Estudos do Quaternario e Reuniao sobre o Quaternario da America do Sul, Anais*: 345-348. Curitiba, Brasil.
- Trouessart, E. L. 1897-1899. *Catalogus mamalium tam viventium quam fossilium. Nova editio (prima completa)*. 1(1897):v + 1-218; 2(1897):219-452; 3(1897):453-664; 4(1898):665-998; 5(1898):999-1264; 6(1899):1265-1469. Friedländer & Sohn, Berolini.
- Ubilla, M., 1985. Mamíferos fósiles, geocronología y paleoecología de la Formación Sopas (Pleistoceno Superior.) del Uruguay. *Ameghiniana* (22) 3-4, 185- 196.



- Ubilla, M., 1996. Paleozoología del Cuaternario continental de la cuenca norte del Uruguay: Biogeografía, cronología y aspectos climático-ambientales. Tesis Doctoral. Universidad de la República Uruguay, 232 p.
- Ubilla, M. y Perea, D. 1999. Quaternary vertebrates of Uruguay: A biostratigraphic, biogeographic and climatic overview. . En: Rabassa, J. y M. Salemme, (eds.), *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12: 75-90.
- Ubilla, M., Perea, D., Aguilar, C. G. y Lorenzo, N. 2004. Late Pleistocene vertebrate from northern Uruguay: tools for biostratigraphic, climatic and environmental reconstruction. *Quaternary International* 114: 129-142.
- Verzi, D. H. y Quintana, C. A. 2005. The caviomorph rodents from the San Andrés Formation, east-central Argentina, and global Late Pliocene climatic change. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 219: 303-320.
- Verzi, D. H., Tonni, E. P., Scaglia, O., San Cristóbal, J. O. 2002. The fossil record of the desert-adapted South American rodent *Tympanoctomys* (Rodentia, Octodontidae). Palaeoenvironmental and biogeographic significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 179: 149-158.
- Vignati, M. A. 1925. La geología de Monte Hermoso. *Physis* 8: 3-4.
- Viladerbó, T. M. y Berro, B. P. 1838. Informe presentado a la Comisión de Biblioteca y Museo por los miembros de ella D. Bernardo Berro y D. Teodoro M. Viladerbó, sobre el reciente descubrimiento de un animal fósil en el Partido de Piedra Sola, Departamento del Canelón. El Universal (2551, 2552, 2553, 2555). Reediciones en: Memoria presentada a la honorable Asamblea General, Ministerio del Fomento, 1892: 693-706 y Revista del Instituto Histórico y Geográfico del Uruguay, 15: 395-408.

- Vinacci, E. L. 1939. Estudio comparativo del esqueleto apendicular de Glyptodontia. Tesis Doctoral (inédita) n° 0024, Universidad Nacional de La Plata, Argentina, 102 pp. + 12 láms.
- Vizcaíno, S. F. 1994. Mecánica masticatoria de *Stegotherium tesellatum* Ameghino (Mammalia, Xenarthra) del Mioceno de Santa Cruz (Argentina). Algunos aspectos paleoecológicos relacionados. *Ameghiniana* 31 (3): 283-290.
- Vizcaíno, S. F., Fariña, R. A. , Bargo, S. y De Iulis, G. 2004. Functional and phylogenetic assessment of the masticatory adaptations in Cingulata (Mammalia, Xenarthra). *Ameghiniana* 41 (4): 651-664.
- Vizcaíno, S. F., Rinderknecht, A. y Czerwonogora, A. 2003. An enigmatic Cingulata (Mammalia, Xenarthra) from the Late Miocene of Uruguay. *Journal of Vertebrate Palaeontology* 23 (4): 981-983.
- Vizcaíno, S. F., Zárate, M., Bargo, S. M. y Dondas, A. 1998. Pleistocene burrows in the Mar del Plata area (Buenos Aires province, Argentina) and their probable builders. 7° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, resúmenes: 120.
- Vizcaíno, S. F., Zárate, M., Bargo, S. M. y Dondas, A. 2001. Pleistocene burrows in the Mar del Plata area (Argentina) and their probable builders. *Acta Paleontologica Polonica* 46 (2): 289-301.
- Voglino, D. y Pardiñas, U. F. 2005. Roedores sigmodontinos (Mammalia: Rodentia: Cricetidae) y otros micromamíferos pleistocénicos del norte de la provincia de Buenos Aires (Argentina): reconstrucción paleoambiental para el Ensenadense cuspidal. *Ameghiniana* 42 (1): 143-158.
- Volkheimer, W. 1971. Aspectos paleoclimatológicos del Terciario argentino. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" e Instituto Nacional de Investigación en las Ciencias Naturales* 1 (8): 243-262.

- Vucetich, M. G., Mazzoni, M. M. y Pardiñas, F. J. 1993. Los Roedores de la Formación Collón-Curá (Mioceno medio) y la Ignimbrita Pilcaniyeu. Cañadón del Tordillo, Neuquen. *Ameghiniana* 30 (4): 361-381
- Vucetich, M. G. y Verzi, D. 1995. Los Roedores Caviomorfos. En: Alberdi, M.T., Leone, G., Tonni, E.P. (eds.), *Evolución biológica y climática de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*. Monografías CSCIC 12: 213-225. Madrid.
- Vucetich, M.G., Verzi, D.H., Tonni, E. P., 1997. Paleoclimatic implications of the presence of *Clyomys* (Rodentia, Echimyidae) in the Pleistocene of Central Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 128: 207-214.
- Wallace, A. R. 1878. *Tropical nature, and other essays*. Macmillan and Co., London, 356 pp.
- Watrous, L. E. y Wheeler, Q. D. 1981. The out-group comparison method of character analysis. *Systematic Zoology* 30: 1-11.
- Weber, M. y O. Abel. 1928. Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia. 2(Systematischer Teil):xxiv + 1-898, figs. 1-573. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Werdelin, L. 1991. Pleistocene vertebrates from Tarija, Bolivia in the collections of the Swedish Museum of Natural History. In: Suarez-Soruco (eds.), *Fósiles y Facies de Bolivia (I) Vertebrados* (12) (3-4): 673-684.
- Wiens, J. J. 2003. Incomplete taxa, incomplete character, and phylogenetic accuracy: is there a missing data problem? *Journal of Vertebrate Palaeontology* 23 (2): 297-310.

- Williams, D. F., Thunell, R. C., Tappa, E. Río, D. y Raff, I. 1988. Chronology of the Pleistocene oxygen isotope record: 0-1.88 Ma. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeocology* 64: 221-240.
- Winge, H. 1915. Jordfunde og nulevende Gumlere (Edentata) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. Med udsigt over gumlernes indbyrdes salegtskab. *E. Museo Lundii*, 3 (2): 1-321.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. y Billups, K., 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to Present. *Science* 292 (5517): 686-693.
- Zanchetta, G. 1995. Estado actual de la geología y estratigrafía de los depósitos plio-pleistocénicos de la región bonaerense. In Alberdi, M.T., Leone, G., Tonni, E.P. (eds.), *Evolución biológica y climática de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental. Monografías CSIC* 12: 27-45.
- Zanchetta, G., Alberdi, M. T., Bonadonna, F. P. y Leone, G. 1995. Escenario de la evolución climática entre la región Pampeana y el área del Mediterráneo occidental durante el Cuaternario. En: Alberdi, M.T., Leone, G., Tonni, E.P. (eds.), *Evolución biológica y climática de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental. Monografías CSIC* 12: 409- 423. Madrid.
- Zárate, M. A., Bargo, M. S., Vizcaíno, S. F., Dondas, A. y Scaglia, O. 1998. Estructuras biogénicas en el Cenozoico tardío de Mar del Plata (Argentina) atribuibles a grandes mamíferos. *Revista Argentina de Sedimentología* 5 (2): 95-103.
- Zavala, C. 1993. Estratigrafía de la localidad de Farola Monte Hermoso (Plioceno-Reciente), provincia de Buenos Aires. *12º Congreso Geológico Argentino y 2º Congreso de Exploración de Hidrocarburos*, Actas 2: 228-235.

- Zavala, C. y Navarro, E. 1993. Depósitos fluviales en la Formación Monte Hermoso (Plioceno inferior-medio), provincia de Buenos Aires. *12° Congreso Geológico Argentino y 2° Congreso de Exploración de Hidrocarburos, Actas 2*: 236-244.
- Zetti, J. 1972. Los mamíferos fósiles de Edad Huayqueriense (Plioceno medio) de la región pampeana. Tesis Doctoral (inédita) n° 304, Universidad Nacional de La Plata, Argentina, 86 pp.
- Zurita, A. E. 2000. Primeros Registros de Gliptodontes Cuaternarios en la provincia del Chaco. *FACENA* 16: 71-84.
- Zurita, A. E. 2002. Nuevo gliptodonte (Mammalia, Glyptodontoidea) del Cuaternario de la provincia de Chaco, Argentina. *Ameghiniana* 39 (2): 175-182.
- Zurita, A. E. (en prensa)(a). Los Hoplophorini (Xenarthra, Glyptodontidae) del “Araucanense” (Mioceno tardío-Plioceno) del Noroeste de la Argentina: Sistemática, Paleobiogeografía y Paleoambientes. *Ameghiniana*.
- Zurita, A. E. y Carlini, A. A. 2001. Primeros registros de gliptodontes cuaternarios en la provincia del Chaco. *Natura Neotropicalis* 32 (1): 69-70.
- Zurita, A. E., Carlini, A. A., Scillato-Yané, G. J. 2001. Mamíferos cuaternarios de la Provincia de Chaco, Argentina. *Ameghiniana* 38 (4): 43 R.
- Zurita, A. E., Carlini, A. A., Scillato-Yané, G. J. y Lutz, A. I. 2001 Una nueva especie de Scelidodon (Tardigrada, Scelidotheriinae) en la Formación Toropí (Pleistoceno tardío) de la provincia de Corrientes. *Ameghiniana* 38 (4): 43R.
- Zurita, A. E., Carlini, A. A., Scillato-Yané, G. J., Parent, H., Nieto, C. M., Franco, D. C., 2002. Un nuevo yacimiento de mamíferos pleistocénicos en el arroyo El Tapialito, Reconquista, Santa Fe. Consideraciones bioestratigráficas y paleoambientales. *7° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, resúmenes: 57.

- Zurita, A. E., Carlini, A. A., Scillato-Yané, G. J. y Tonni, E. P. 2004 (a). Mamíferos extintos del Cuaternario de la provincia del Chaco (Argentina) y su relación con aquellos del este de la región pampeana y de Chile. *Revista Geológica de Chile* 31 (1): 65-89.
- Zurita, A. E., Gasparini, G. M., Soibelzon, E. y Alcaraz, M. A. 2004 (b). Mamíferos pleistocenos del extremo oeste de la región pampeana. *9º Encuentro de Historia Regional del Sur Santafesino y Norte Bonaerense*, resúmenes: 5.
- Zurita, A. E. y Lutz, A. I. 2002. La fauna pleistocena de la Formación Toropí en la provincia de Corrientes (Argentina). *Mastozoología Neotropical* 9 (1): 47-56.
- Zurita, A. E., Scillato-Yané, G. J. y Carlini, A. A. 2005. Palaeozoogeographic, biostratigraphic and systematic aspects of the genus *Sclerocalyptus* Ameghino 1891 (Xenarthra, Glyptodontidae) of Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 20: 120-129.
- Zurita, A. E., Scillato-Yané, G. J. y Mones, A. (en prensa) (b). Aspectos Nomenclaturales de la Familia Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra): el caso de *Sclerocalyptus* Ameghino, *Hoplophorus* Lund y la Tribu Sclerocalyptini. *Ameghiniana*.
- Zurita, A. E. y Tomassini, R. 2006. Revisión de un Hoplophorini poco conocido "*Sclerocalyptus*" *lineatus* Ameghino (Mammalia, Xenarthra, Glyptodontidae) de edad Montehermosense (Mioceno tardío-Plioceno temprano) de la Argentina. *Studia Geologica Salmaticensis* 42: 11-20.
- Zurita, A. E., Soibelzon, E. y Carlini, A. A. 2006. *Neuryurus* (Xenarthra, Glyptodontidae) in the Lujanian (late Pleistocene- early Holocene) of the pampean region. *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie- Monatshefte* (2):78-88.

## 9. TABLAS DE MEDIDAS

TABLA 1. MEDIDAS CRANEALES

<i>Eosclerocalyptus proximus</i>	LM	AMN	AIM	AEPO	AB	AC	ALN	AN	LP	AP	LSD	LAM
<sup>1</sup> MLP 16-129	----- --	-----	85	62	----- -	a) ---- - b) 84 c) --- 102*	-----	-----	----- --	a) --- - b) 32 c) --- --	-----	5-6.5 13---- 15--- 14---- ----- ----- ----- -----
MLP. 31-XI-12-19	218		76	60	168	a) 56 b) 98 c) --- 103	43	53	158	a) 28 b) 24 c) 28	129	5-6 12-7 14-7 15-10 19-11 17-11 18-12 ----11.8
MLP 39-IV-25-1	----- -	-----	-----	-----	----- --	a) ---- - b) ---- c) ----	-----	----- -	----- ---	a) --- - b) 26 c) --- -	-----	----- ----- 14,5-7 15-10 17,5-9 17-10 17-11 -----
<sup>1</sup> MACN 4853 ( <i>Eosclerocalyptus lilloi</i> )	205		81	59	130	a) 47 b) 83 c) --- 115	35	58	148	a) 23 b) 19 c) 24	120	5-5 9.5-4.5 13-7 16.5-10 16.5-10 17-10 15.5-10 15-10
CC 703	220		78	55	141	a) 64 b) --- 101 c) --- 119	37	70	150	a) --- -- b) 26 c) 23	120	6-10 14-7 16-6 17-8 17--- 17-7 18-8 16-7
LIL-PZ 375	210		81	59	144	a) 50 b) 77 c) --- 110	35	54	135*	a) 24 b) 22 c) 24	128	6-5 12-6 15-7 17-8 18-10 16-10 16-10 12---

<i>Eosclerocalyptus tapinocephalus</i>	LM	AMN	AIM	AEPO	AB	AC	ALN	AN	LP	AP	LSD	LAM
<sup>1</sup> MLP 37-III-7-7	211		76	57	140	a) 43 b) 75 c) 100	34	56	142,5	a) 33,5 b) 28 c) 24	121	4.5-5 9-4.5 15---- 15---- 19---- 18---- 14.5-9.8 13-9.5
PV UNS 260	219*	----	----	----	----	a) ---- b) ---- c) ----	----	----	----	a) --- - b) --- - c) --- -	-----	---- ---- ---- ---- ---- ---- ----

<i>N. pseudornatus</i>	LM	AMN	AIM	AEPO	AB	AC	ALN	AN	LP	AP	LSD	LAM
CC 107	304	152	127	93	215	a) 120 b) 143 c) 165	95	120	205	35 35 38	171	14-9 17-9 20-11 19-12 20-12 22-13 21-12 16-11
MACN 8579	295	161	129	103	213	a) 141 b) 160 c) 173	-----	103	180*	a) 37 b) 33 c) 42	160	11-7 16-6 19-9 18.5-10 19-10.5 18-11 19-11 17-9
MACN 8773	305	175	153	110	223	a) ---- b) 178 c) 175	----	129*	----	a) ---- b) 37 c) ----	(M2-M7) 137	---- 15-7 18-9 19-10 19-11 22-13 19-11 ----
MMP 234	290	180*	140	100	200	a) 138 b) 165 c) ----	----	----	----	a) ---- b) ---- c) ----	----	11-7 15-8 19-8 20- ---- ---- ---- ----



<i>Neosclerocalyptus ornatus</i>	LM	AMN	AIM	AEPO	AB	AC	ALN	AN	LP	AP	LSD	LAM
I MLP 16-28 (figurado por Lydekker, 1894; láms. XI, XII y XIII ).	320	180	121	96	230	a) 145 b) 170 c) 185	77*	115*	216	a) 35 b) 36 c) 43	179	---- 18-8 21-10 23-12 ----11 21-11 19-13
CC 656	320	170	140	102	223	a) 128 b) 166 c) 169	80	133	210	a) 34 b) 35 c) 39	176	10-6 14-7 19-8 20-11 22-12 22-13 21-13 19-11
MACN 8091	297*	-----	160	108	222	a) ---- b) ---- c) ----	-----	-----	215	a) 27 b) 32 c) 25	171	13-7 18-7 21.5-9 21-11 ----- ----- 20.5-12 18-10

<i>N. gouldi</i>	LM	AMN	AIM	AEPO	AB	AC	ALN	AN	LP	AP	LSD	LAM
MCA 2010	310	190	170	-----	205	a) ---- b) ---- c) ----	79*	150*	195	a) 60 b) 62 c) 70	175	13-6 21-9 22-12 21-13 23-12 21-14 20-14 18-8
MACN 15133	295*	180	167	-----	221	a) ---- b) ---- c) ----	-----	-----	----- --	a) 37 b) 39 c) ----	(M1- M7) 150	8-4 14-7 18-9 19-11 21-11 19-11 15-9 -----

<i>Neosclerocalyptus paskoensis</i>	LM	AMN	AIM	AEPO	AB	AC	ALN	AN	LP	AP	LSD	LAM
I PZ-Ctes. 5879	----	190*	----	-----	225*	a) 160 b) --- c) ---	70	135*	198	a) 35 b) 30 c) ---	-----	14-7 16-8 21-10 21-14 23-14

												21-13 ----- -----
MACN 18107	289	197	153	110	233	a) 165 b) 190 c) 185	79	155	210	a) 39 b) 30 c) 40	183	----- 19-7 23,5-11 22-14 25-14 24-14 23-14 25-13
CC 901	----- -	185*	-----	-----	----- --	a) ---- b) ---- c) ----	-----	----- -	----- ---	a) 36 b) 30 c) --- -	(M1-M7) 127	13-8 16-7 18-7 19-11 19-12 17-11 18-12 -----
MBM-PV 112	----- -	-----	140*	105	185*	a) ---- b) ---- c) ---- -	-----	----- -	177	a) --- -- b) --- - c) --- --	157	-----
AGM 002	325	210	145	115	226	a) 158 b) 185 c) 178	76	188	----- -	a) --- - b) --- - c) --- -	175	---- ---- ---- ---- ---- ---- ----
AGM 006	230	144	110*	110*	180*	a) 124 b) 153 c) 167	-----	-----	183	a) --- -- b) --- - c) --- -	153	9-6 12-6 15-7 17-10 17 ----- 18-11 ---- ----
FCS 99-XIII-16-1	280*	-----	-----	115	245	a) ---- - b) ---- c) ----	-----	----- -	----- ---	a) --- -- b) --- - c) --- -	----- -	---- ---- ---- ---- ---- ---- ---- ----
MMP 540-M	----- --	-----	----- -	116	232	a) ---- b) ---- c) 190	-----	-----	192	a) --- -- b) --- - c) --- -	164	---- ---- ---- ---- ---- ---- ----

MMP 292-S		189				a) 130 b) 150 c) ---- -				a) --- -- b) --- - c) --- -		
MSP 33	290*	200	130	105	220	a) ---- b) 190 c) 200	-----	-----	---	a) --- - b) --- - c) --- -	-----	---- ---- 18-11 18-10 17-10 19-12 17-11 14-10
PV UNS 141b	----- -	195*	-----	-----	-----	a) ---- b) ---- c) ----	-----	-----	---	a) --- -- b) 38 c) 40	(M2-M8) 161	---- 19-9 21-9 22-12 21-13 21-12 19-11 18-11
MRFA 1009	300	160	152	120	225	a) ---- b) ---- c) ----	90	120	200	a)--- b)--- c)---	-----	---- ---- 19-10 21-10 20-11 22-13 20-12 20-11

<i>Hoplophorus euphractus</i>	LM	AMN	AIM	AEPO	AB	AC	ALN	AN	LP	AP	LSD	LAM
UFMG 1235	330	170	135	110	214*	a) ---- - b) ---- - c) ---- -	-----	-----	---	----- -	-----	-----

**a) LM:** longitud máxima; **b) AMN:** Ancho máximo de los nasales; **c) AIM:** Ancho interorbitario mínimo; **d) AEPO:** Ancho estrechamiento postorbitario; **e) AB:** Ancho máximo bicigomático; **f) AC:** Altura del cráneo a nivel del a) M1; b) M4-5; c) M8; **g) ALN:** Altura máxima de las narinas; **h) AN:** Ancho máximo de las narinas; **i) LP:** longitud máxima del paladar óseo; **j) AP:** ancho máximo del paladar a nivel del a) M1; b) M4; c) M8; **k) LSD:** longitud máxima de la serie dentaria; **l) LAM:** Largo y ancho (a nivel del lóbulo medio) de los molariformes.

TABLA 2. MEDIDAS MANDIBULARES

<i>Eosclerocalyptus proximus</i>	LM	LRS	LAP	ARH	LAPRA	ARA	LSD	LAM
<sup>1</sup> MLP 16-129 (holotipo).	215*	76	-----	a) --- b) 68 c) 69	104	-----	(m2-m8) 137	---- 14,5-10 15,5-7 20-9 17-10 18-11 17-10 19,5- 11.2
CC 703	200*	68	25	a) ---- b) 55 c) 56	104	136	128	8-6 13-6 16-6 17-7 17-8 18-9 19-9 -----
CC 639	-----	80	-----	a) 31 b) 62 c) 62	-----	-----	-----	----- 13-6 16-6 16-7 15-8 15-9 15-9 -----
MLP 16-140	-----	-----	-----	a) ---- b) 69 c) 65*	-----	-----	(m3-m8) 100	---- ----- 15-7 16-9 17,5-10 17-12 14-12 16-11
LIL-PZ 3252	195	71*	-----	a) ---- b) 64 c) 58	90	-----	130*	(m1- m6) 5-4 11-5 14-6 16-7 <hr/> 16-6

<i>Neosclerocalyptus pseudornatus</i>	LM	LRS	LAP	ARH	LAPRA	ARA	LSD	LAM
MACN 5858	265	125	37*	a) --- b) --- c) ---	105	-----	164	---- ---- ---- ---- ---- ---- ----
MACN 2262	-----	-----	-----	a) ---- b) 71 c) ----	-----	-----	-----	---- ---- ---- ---- 21-12 21-13 19-11 -----

<i>Neosclerocalyptus ornatus</i>	LM	LRS	LAP	ARH	LAPRA	ARA	LSD	LAM
<sup>I</sup> MLP 16-28 (figurado por Lydekker, 1894; láms. XI, XII y XIII).	270	114	51	a) 59 b) 73 c) 65	106	195	165	9-6 19-7 20-7 20-9 21-12 22-13 23-13 23-11
CC 656	280	105	42	a) 60 b) 75 c) 67	122	229	183	11-6 19-7 21-8 22-10 21-12 21-13 20-13 23-14

<i>Neosclerocalyptus gouldi</i>	LM	LRS	LAP	ARH	LAPRA	ARA	LSD	LAM
MCA 2010	275	132	43	a) 51 b) 75 c) 65	110	210	173	11-6 16--- 20-10 21-11 21-13 20-14 21-14 20-11
MACN 15133	264	115	41	a) 59 b) 73 c) 65	111	190	156	14-6 13-6.5 19-8 18.5-10 18.5- 10.5 19-12 18.5- 11.5 19-12

<i>Neosclerocalyptus paskoensis</i>	LM	LRS	LAP	ARH	LAPRA	ARA	LSD	LAM
<sup>1</sup> PZ-Ctes. 5879	----- -	122	40	a) 45 b) 65 c) 62	-----	-----	173	14-7 16-8 21-10 21-14 23-14 21-13 ----- -----
MACN 18107	265	123	44	a) 54 b) 82 c) 72	104	207	178	13-6 18-7 24-10 23-12 23-13 24-13 24-14 24.5-12
MMP 540-M	258	123	44	a) 54 b) 72 c) 62	104	198	164	14-6 18-7 21-8 19-10 20-11 20-11 20-11 19-10
CC 901	----- -	100	40	a) 50 b) 67 c) 54	-----	-----	153	11-6 17-6 19-7 19-8 19-10 19-10

								18-10 20-10
AGM 007	240	102	40	a) 40 b) 56 c) 52	98	168	149	9-4 12-5 12-6 15-8 18-9 15---- 17-9 18-9
AGM 002	270	-----	-----	a) ---- b) 78 c) 70	110	180	-----	---- ---- ---- ---- ---- ---- ----
FCS 99-XI-15-1	-----	-----	-----	a) ---- b) 62 c) 49	110	175	-----	---- ---- ---- ---- ---- ---- ----
MSP 33	-----	-----	-----	a) ---- b) ---- c) 70	99	-----	-----	(m3- m6)
PV UNS 141b	-----	-----	-----	a) ---- b) ---- c) ---- <hr/>	108	171	-----	---- ---- 17-9 19---- 20-11 22---- 23-12 22-12

**a) LM:** longitud máxima (tomado a nivel alveolar); **b) LRS:** longitud de la región sinfisiaria (siguiendo la sutura sinfisiaria); **c) LAP:** longitud del área predentada de la sínfisis mandibular (tomada a nivel alveolar); **d) ARH:** altura de la rama horizontal a nivel del a) M1; b) M4-5; c) M8; **e) LAPRA:** longitud anteroposterior de las ramas ascendentes a nivel alveolar; **f) ARA:** altura de las ramas ascendentes; **g) LSD:** longitud de la serie dentaria; **h) LAM:** largo y ancho (a nivel del lóbulo medio) de los molariformes.

TABLA 3. MEDIDAS DEL ESCUDETE CEFÁLICO

<i>Eosclerocalyptus proximus</i>	LM	AMP	AMD	AEIO
CC 703	175	140	155	114

<i>Neosclerocalyptus pseudornatus</i>	LM	AMP	AMD	AEIO
MACN 8773	315	221	222	188

<i>Neosclerocalyptus ornatus</i>	LM	AMP	AMD	AEIO
CC 656	305*	195*	220	194

<i>Neosclerocalyptus gouldi</i>	LM	AMP	AMD	AEIO
MCA 2010	305	220	215	170
MACN 15133	298*	233*	240*	206*

<i>Neosclerocalyptus paskoensis</i>	LM	AMP	AMD	AEIO
AGM 002	350	225	235	190

a) **LM:** largo máximo sobre el plano sagital; b) **AMP:** ancho máximo de la mitad proximal; c) **AMD:** ancho máximo de la mitad distal; d) **AEIO:** ancho mínimo del estrechamiento interorbitario



TABLA 4: MEDIDAS DE LA CORAZA DORSAL

<i>Eosclerocalyptus lineatus</i>	LM	NHT
FM-05-266.	890	45*

<i>Neosclerocalyptus pseudornatus</i>	LM	NHT
CC 167	1100*	50*

<i>Neosclerocalyptus paskoensis</i>	LM	NHT
<sup>1</sup> PZ-Ctes. 5879	1300*	50*
FCS 99-XI-15-1	1350	55
FCS 99-XI-15-2	1280	55
AGM 002	1270*	53*
MBM-PV 112	1600	54
MMP.....	1390	53
MCNL 6.4	1420	50*

<i>Neosclerocalyptus ornatus</i>	LM	NHT
<sup>1</sup> MLP 16-28 (figurado por Lydekker, 1894; láms. XI, XII y XIII).	1240*	53
MMP 4300	1430	50
MSP 12	1250	50

<i>Eosclerocalyptus tapinocephalus</i>	LM	NHT
PV UNS 260	1000	42*

<i>Eosclerocalyptus proximus</i>	LM	NHT
LIL-PZ 375	930	43*
<sup>1</sup> MACN 4853 ( <i>E. lilloi</i> ).	900	45
CC 677	945	44*

MP	910	40*
MLP 28-X-8-6		43*
<sup>1</sup> CC 676 ( <i>E. paulacoutoi</i> ).	750*	-----

**a) LM:** longitud máxima (siguiendo el arco anteroposterior de circunferencia del dorso sobre el plano sagital); **b) NHT:** número de hileras transversales de placas en los márgenes

**TABLA 5. MEDIDAS DEL TUBO CAUDAL**

<i>Eosclerocalyptus proximus</i>	LM	ANT	ALT	NFL
CC 676	138 (extremo distal)	a) --- b) --- c) ---	a) --- b) --- c) ---	1) --- 2) ---
LIL-PZ 375	365 <sup>a</sup>	a) 45 b) 67 c) 81	a) 38 b) 65 c) 85	1) 6 2) 6
<sup>1</sup> MACN 4853 ( <i>E. lilloi</i> ).	358 <sup>a</sup>	a) 55 b) 69 c) 76	a) 43 b) 63 c) 82	1) 6 2) 6
MACN 16516	355 <sup>a</sup>	a) 40 b) 65 c) 72	a) 37 b) 65 c) 85	1) 6 2) 6

<i>Eosclerocalyptus tapinocephalus</i>	LM	ANT	ALT	NFL
PV UNS 260	340 <sup>a</sup>	a) 60 b) 84 c) 95	a) 52 b) 80 c) 96	1) 6 2) 6

<i>Neosclerocalyptus pseudornatus</i>	LM	ANT	ALT	NFL
<sup>1</sup> MACN 13084	298 (mitad distal)	a) 65 b) 95 c) ----	a) 55 b) 69 c) ----	-----
CC 20	457 <sup>a</sup>	a) 57 b) 92 c) 114	a) 45 b) 73 c) 100	1) 6 2) 6
CC 21	445 <sup>a</sup>	a) 68 b) 98 c) 115	a) 55 b) 78 c) 108	1) 7 2) 6
MACN 5028	417 <sup>a</sup>	a) 61 b) 82 c) 100	a) 49 b) 69 c) 102	1) 7 2) 7
MACN 7075	425 <sup>a</sup>	a) 62 b) 87 c) 108	a) 55 b) 75 c) 106	1) 7 2) 7
MACN 1798	401 <sup>a</sup>	a) 76 b) 100 c) 122	a) 63 b) 75 c) 98	1) 6 2) 5
MACN 5007	401 <sup>a</sup>	a) 71 b) 103 c) ----	a) 60 b) 77 c) ----	1) 6 2) 6

<i>Neosclerocalyptus ornatus</i>	LM	ANT	ALT	NFL
<sup>1</sup> MLP 16-28 (figurado por Lydekker, 1894; láms. XI, XII y XIII).	430 <sup>a</sup>	a) 58 b) 98 c) 113	a) 55 b) 84 c) 105	1) 6 2) 6
MMP 4300	410 <sup>a</sup>	a) 61 b) 92 c) 110	a) 53 b) 80 c) 102	1) 6 2) 5
MSP 12	530 <sup>b</sup>	a) 60 b) 90 c) 110	a) 55 b) 80 c) 100	1) 6 2) 6

<i>Neosclerocalyptus paskoensis</i>	LM	ANT	ALT	NFL
<sup>1</sup> PZ-Ctes. 5879	495 <sup>b</sup>	a) 90 b) 110 c) 120	a) 69 b) 90 c) 104	1) 6 2) 7
AGM 002	450 <sup>a</sup>	a) 88 b) 105 c) 111	a) 67 b) 88 c) 103	1) 8 2) 7
LIL-PZ 4500	520 <sup>b</sup>	a) 73 b) 102 c) 125	a) 53 b) 80 c) 102	1) 6 2) 6

<i>Hoplophorus euphractus</i>	LM	ANT	ALT	NFL
UFMG 1235	585 <sup>b</sup>	a) 150 b) 110 c) 160	a) 90 b) 100 c) 130	1) 6 2) 5

**a) LM:** longitud máxima; **b) ANT:** ancho del tubo caudal a nivel a) distal; b) medio; c) proximal; **c) ALT:** altura del tubo caudal a nivel a) distal; b) medio; c) proximal; **d) NFL:** número de figuras laterales: 1) lateral derecho; 2) lateral izquierdo

**TABLA 6. MEDIDAS DEL HÚMERO**

<i>Neosclerocalyptus ornatus</i>	LM	AVD	LBAVD	LBPVD	AED	AEP	DAPCH	DTCH
<sup>1</sup> MPL 16-28 (figurado por Lydekker, 1894; láms. XI, XII y XIII).	260	60	98	90	61	80	60	50

<i>Neosclerocalyptus paskoensis</i>	LM	AVD	LBAVD	LBPVD	AED	AEP	DAPCH	DTCH
<sup>1</sup> PZ-Ctes. 5879	300	-----	110	104	78	85	57	55
MACN 18107	280	56	108	105	70	85	71	56
AGM 007	286	57	107	100	75	87	73	57

<i>Hoplophorus euphractus</i>	LM	AVD	LBAVD	LBPVD	AED	AEP	DAPCH	DTCH
UFMG 1235	330	58	135	105	99	86	84	58

**a) LM:** longitud máxima; **b) AVD:** ancho máximo de la “V” deltoidea; **c) LBAVD:** longitud del borde anterior de la “V” deltoidea; **d) LBPVD:** longitud del borde posterior de la “V” deltoidea; **e) AED:** ancho máximo de la epífisis distal; **f) AEP:** ancho máximo de la epífisis proximal; **g) DAPCH:** diámetro antero-posterior máximo de la superficie articular de la cabeza humeral; **h) DTCH:** diámetro transversal máximo de la superficie articular de la cabeza humeral.

**TABLA 7. MEDIDAS DEL RADIO**

<i>Neosclerocalyptus pseudornatus</i>	<b>LM</b>
MACN 2209	134
MACN 2018	135
MACN 2014	129

<i>Neosclerocalyptus ornatus</i>	<b>LM</b>
<sup>1</sup> MLP 16-28 (figurado por Lydekker, 1894; láms. XI, XII y XIII).	145

<i>Neosclerocalyptus paskoensis</i>	<b>LM</b>
<sup>1</sup> PZ-Ctes. 5879	143
MACN 18107	147

a) **LM:** longitud máxima

**TABLA 8. MEDIDAS DE LA ULNA**

<i>Neosclerocalyptus ornatus</i>	<b>LPDM</b>
<sup>1</sup> MLP 16-28 (figurado por Lydekker, 1894; láms. XI, XII y XIII ).	203

<i>Neosclerocalyptus paskoensis</i>	<b>LPDM</b>
MACN 18107	220
<sup>1</sup> PZ-Ctes. 5879	230

a) **LPDM:** longitud próximo-distal máxima.

TABLA 9. MEDIDAS DEL FÉMUR

<i>Eosclerocalyptus tapinocephalus</i>	<b>LM</b>	<b>DTEP</b>	<b>DTED</b>	<b>DTMD</b>	<b>DAPMD</b>	<b>DTDTT</b>
PV-UNS 260	295	123	100	41	35	88

<i>Neosclerocalyptus pseudornatus</i>	<b>LM</b>	<b>DTEP</b>	<b>DTED</b>	<b>DTMD</b>	<b>DAPMD</b>	<b>DTDTT</b>
MACN 2936	351	151	103	52	41	114
MACN 2332	-----	-----	100	49	45	----
MACN 8676	355	145	102	53	44	----
MACN 2076	-----	-----	100	-----	-----	----
MACN 17689	380	160	-----	53	43	116

<i>Neosclerocalyptus ornatus</i>	<b>LM</b>	<b>AEP</b>	<b>AED</b>	<b>AMD</b>	<b>DAPMD</b>	<b>ADTT</b>
<sup>1</sup> MLP 16-28 (figurado por Lydekker, 1894; láms. XI, XII y XIII).	360	173	115	58	45	113

<i>Neosclerocalyptus paskoensis</i>	<b>LM</b>	<b>AEP</b>	<b>AED</b>	<b>AMD</b>	<b>DAPMD</b>	<b>ADTT</b>
MACN 18107.	388	176	115	62	48	118
<sup>1</sup> PZ-Ctes. 5879	395	175	125	68	49	130

**a) LM:** longitud máxima; **b) AEP:** ancho máximo de la epífisis proximal; **c) AED:** ancho máximo de la epífisis distal; **d) AMD:** ancho mínimo de la diáfisis; **e) DAPMD:** diámetro antero-posterior mínimo de la diáfisis (inmediatamente por arriba del tercer trocánter); **f) ADTT:** ancho máximo de la diáfisis a nivel medio del tercer trocánter.

TABLA 10. MEDIDAS DE LA TIBIO- FÍBULA

<i>Neosclerocalyptus pseudornatus</i>	<b>LMT</b>	<b>LMF</b>	<b>AEP</b>	<b>AED</b>
MACN 2272	220	88	88	95
MACN 2273	223	87	88	96

<i>Neosclerocalyptus ornatus</i>	<b>LMT</b>	<b>LMF</b>	<b>AEP</b>	<b>AED</b>
MLP 16-28	215		105	94

<i>Neosclerocalyptus paskoensis</i>	<b>LMT</b>	<b>LMF</b>	<b>AEP</b>	<b>AED</b>
MACN 18107	236	102	108	105

**a) LMT:** longitud máxima de la tibia; **b) LMF:** longitud máxima de la fíbula; **c) AEP:** ancho máxima de la epífisis proximal; **d) AED:** ancho máximo de la epífisis distal.

\* valor aproximado

1 Material tipo

a: sin incluir el primer anillo caudal

b: incluyendo el primer anillo caudal

## 10. MEDIDAS IMPLICADAS EN LOS ÍNDICES UTILIZADOS EN LA CODIFICACIÓN DE LOS CARACTERES EN EL ANALISIS CLADISTICO

### a) Medidas dentarias

<i>Propalaeohoplophorus australis</i>	Largo del M1	Ancho del M1
(MLP 16-15)	5	7
(MACN s/n°)	5	7
PMYU 15212 (tomado de Scott, 1903-1905, lám. XXIV, fig. 1)	4	4
PMYU 15007 (tomado de Scott, 1903-1905, lám. XXIV, fig. 2)	3.5	4.5
tomado de Scott, 1903-1905, lám. XXIV, fig. 3)	4.5	4.5
tomado de Scott, 1903-1905, lám. XXIV, fig. 4)	4	4.5
tomado de Scott, 1903-1905, lám. XXIV, fig. 5)	5	5

<i>Cochlops muricatus</i>	Largo del M1	Ancho del M1
tomado de Scott, 1903-1905, lám. XXIV, fig. 12	4	3.5
PMYU 15331 tomado de Scott, 1903-1905, lám. XXIV, fig. 13	3.5	4

<i>Eucinipeltus complicatus</i>	Largo del M1	Ancho del M1
AMNH 9248 (tomado de Scott, 1903-1905, lám. XXIV, fig. 9)	4	5

<i>Neosclerocalyptus gouldi</i>	Largo del M1	Ancho del M1
MCA 2010	13	6
MACN 15133	8	4

<i>Neosclerocalyptus pseudornatus</i>	Largo del M1	Ancho del M1
CC 107	14	9
MACN 8579	11	7
MMP 234	11	7

<i>Neosclerocalyptus ornatus</i>	Largo del M1	Ancho del M1
CC 656	10	6
MACN 8091	13	7

<i>Eosclerocalyptus proximus</i>	Largo del M1	Ancho del M1
MLP 16-129	5	6,5
MLP 31-XI-12-19	5	6
MACN 4853	5	5
CC 703	6	10
LIL-PZ 375	6	5

<i>Eosclerocalyptus tapinocephalus</i>	Largo del M1	Ancho del M1
MLP 37-III-7-7	4,5	5

<i>Neosclerocalyptus paskoensis</i>	Largo del M1	Ancho del M1
PZ-Ctes 5879	14	7
CC 901	13	8
AGM 006	9	6



<i>Plohophorus figuratus</i>	Largo del M1	Ancho del M1
MLP 16-153	10*	12*

### b) Medidas mandibulares

<i>Neosclerocalyptus gouldi</i>	Largo de la mandíbula	Ancho de la rama ascendente	Altura de la rama ascendente
MCA 2010	275	110	210
MACN 15133	264	111	190

<i>Neosclerocalyptus ornatus</i>	Largo de la mandíbula	Ancho de la rama ascendente	Altura de la rama ascendente
MLP 16-28	270	106	195
CC 656	280	122	229

<i>Neosclerocalyptus pseudornatus</i>	Largo de la mandíbula	Ancho de la rama ascendente	Altura de la rama ascendente
MACN 5858	265	105	-----

<i>Neosclerocalyptus paskoensis</i>	Largo de la mandíbula	Ancho de la rama ascendente	Altura de la rama ascendente
MACN 18107	265	104	207
MMP 540-M	258	104	198
AGM 002	270	110	180

<i>Eosclerocalyptus proximus</i>	Largo de la mandíbula	Ancho de la rama ascendente	Altura de la rama ascendente
CC 703	200	104	136

<i>Propalaehoplophorus australis</i>	Largo de la mandíbula	Ancho de la rama ascendente	Altura de la rama ascendente
MLP 16-15	152	73	105

<i>Plohophorus figuratus</i>	Largo de la mandíbula	Ancho de la rama ascendente	Altura de la rama ascendente
MLP 16-153	180*	80*	126*

### c) Medidas craneanas

<i>Neosclerocalyptus paskoensis</i>	Diámetro sagital del foramen magnum	Diámetro transversal del foramen magnum	Longitud de la serie dentaria	Diámetro transversal del área rostral, a nivel del plano vertical del lóbulo medio del M3	Altura del M6-M8
PZ-Ctes 5879	-----	-----		-----	-----
MACN 18107	29	30	183	197	103-104-97
MBM-PV 112	25	27	157	-----	-----
AGM 002	32	30	153	210	104-110-100
MMP 540	29	30	164	-----	-----
FCS 99-XIII-16-1	30	27	-----	-----	-----

<i>Neosclerocalyptus pseudornatus</i>	Diámetro sagital del foramen magnum	Diámetro transversal del foramen magnum	Longitud de la serie dentaria	Diámetro transversal del área rostral, a nivel del plano vertical del lóbulo medio del M3	Altura del M6-M8
CC 107	22	31	171	152	75-72-79
MACN 8579	24	32	160	161	95-95-88
MACN 8773	23	33	-----	175	-----
MMP 234	25	30	-----	180	-----

<i>Neosclerocalyptus ornatus</i>	Diámetro sagital del foramen magnum	Diámetro transversal del foramen magnum	Longitud de la serie dentaria	Diámetro transversal del área rostral, a nivel del plano vertical del lóbulo medio del M3	Altura del M6-M8
MLP 16-28	29	32	179	180	107-94-90
CC 656	28	30	176	170	103-97-93
MACN 8091	-----	-----	171	-----	-----

<i>Neosclerocalyptus gouldi</i>	Diámetro sagital del foramen <i>magnum</i>	Diámetro transverso del foramen <i>magnum</i>	Longitud de la serie dentaria	Diámetro transverso del área rostral, a nivel del plano vertical del lóbulo medio del M3	Altura del M6-M8
MCA 2010	35	31	175	190	90*-95*-102*
MACN 15133	26	28	-----	-----	-----

<i>Hoplophorus euphractus</i>	Diámetro sagital del foramen <i>magnum</i>	Diámetro transverso del foramen <i>magnum</i>	Longitud de la serie dentaria	Diámetro transverso del área rostral, a nivel del plano vertical del lóbulo medio del M3	Altura del M6-M8
UFMG 1235	32	42	-----	170	-----

<i>Plohophorus figuratus</i>	Longitud craneana total	Diámetro sagital del foramen <i>magnum</i>	Diámetro transverso del foramen <i>magnum</i>	Longitud de la serie dentaria	Diámetro transverso del área rostral, a nivel del plano vertical del lóbulo medio del M3	Altura del M6-M8
MLP 16-153	262	33	27	142	97	62-55-58

<i>Eosclerocalyptus proximus</i>	Diámetro sagital del foramen <i>magnum</i>	Diámetro transverso del foramen <i>magnum</i>	Longitud de la serie dentaria	Diámetro transverso del área rostral, a nivel del plano vertical del lóbulo medio del M3	Altura del M6-M8
MLP 31-XI-12-19	19	28	129	80	-----
MACN 4853	17	28	120	77	52-52-50
CC 703	17	25	120	73	48-50-52
LIL-PZ 375	15	27	128	77	50-52-57

<i>Eosclerocalyptus tapinocephalus</i>	Diámetro sagital del foramen <i>magnum</i>	Diámetro transverso del foramen <i>magnum</i>	Longitud de la serie dentaria	Diámetro transverso del área rostral, a nivel del plano vertical del	Altura del M6-M8
--	--	---	-------------------------------	--	------------------

				lóbulo medio del M3	
MLP 37-III-7-7	-----	-----	121	81	51*-48*-47*

<i>Propalaeohoplophorus australis</i>	Longitud craneana total	Diámetro sagital del foramen <i>magnum</i>	Diámetro transverso del foramen <i>magnum</i>	Longitud de la serie dentaria	Diámetro transverso del área rostral, a nivel del plano vertical del lóbulo medio del M3	Altura del M6-M8
MLP 16-15	155	22	32	97	43	39-34-30
PMYU 15212 (tomado de Scott, 1903-1905, lám. XXIII, figs. 1-5)	160	-----	-----	94	45	40*-35*-33*
MACN s/n°	150	-----	-----	98	47	-----

<i>Eucinipeltus complicatus</i>	Longitud craneana total	Diámetro sagital del foramen <i>magnum</i>	Diámetro transverso del foramen <i>magnum</i>	Longitud de la serie dentaria	Diámetro transverso del área rostral, a nivel del plano vertical del lóbulo medio del M3	Altura del M6-M8
AMNH 9248 (tomado de Scott, 1903-1905: 152)	175	20	30	109	58	30-35-38

<i>Cochlops muricatus</i>	Longitud craneana total	Diámetro sagital del foramen <i>magnum</i>	Diámetro transverso del foramen <i>magnum</i>	Longitud de la serie dentaria	Diámetro transverso del área rostral, a nivel del plano vertical del lóbulo medio del M3	Altura del M6-M8
PMYU 15331 (tomado de Scott, 1903-1905: 144)	165*	-----	-----	96*	60	35*-33*-35*

\* Valor aproximado